

Tuholaisperhoset Kaakkois-Madagaskarin riisipelloilla

– esimerkkilajeina *Parapoynx stagnalis* ja ristiriitainen
Parapoynx fluctuosalis (Lepidoptera, Crambidae)

Jani Järvi



Pro gradu -tutkielma

Ympäristöbiologia

Bio- ja ympäristötieteellinen tiedekunta

Helsingin yliopisto

Huhtikuu 2018



Sisältö

1. Johdanto	1
1.1. Madagaskar ja riisinviljelyn ympäristövaikutukset	1
1.2. Maanviljelyn luontovaikutukset – ihmisen ja hyönteisten näkökulma	2
1.3. Riisituholaiset ja niiden vaikutus riisinviljelyyn	3
1.4. Hyönteisten kerääminen ja pyyntitulokseen vaikuttavat tekijät	5
1.5. Riisipeltojen tunnetut tuholaisperhoslajit Madagaskarilla	6
1.6. Tutkimuksen tavoitteet ja tutkimuskysymykset	8
2. Aineisto ja menetelmät	11
2.1. Tutkimusalue ja -ajankohta	11
2.2. Sääolosuhteet pyynnin aikana	13
2.3. Riisiviljelmät pyyntijakson aikana	14
2.4. Tutkimusmenetelmät	17
2.4.1. Valopyynti	17
2.4.2. Näytteiden kuljettaminen, käsittely, lajittelu ja preparointi	19
2.5. Lajien ja niiden sukupuolten määrittäminen	20
2.5.1. Ulkoiset tuntomerkit	20
2.5.2. Lisääntymiselimet	23
2.5.3. DNA-viivakoodaus	23
2.6. Paikkatietoaineistot ja niiden käsittely	24
2.7. Tilastolliset analyysit	26
3. Tulokset	29
3.1. Hyönteispyynnin kokonaistulokset sekä kokonaispyyntierot kylien välillä	29
3.2. <i>Parapoynx</i> -lajien yleiset runsausvaihtelut ja kyläkohtaiset erot	31
3.3. <i>Parapoynx</i> -lajien sukupuolijakaumat	37
3.4. Regressioanalyysien tulokset	39
3.4.1. Pääkomponenttianalyysin tuottamat muuttujat ja niiden painotukset	39
3.4.2. <i>Parapoynx</i> -lajien runsauksien syyt vaihtelivat	42
3.4.3. Tutkimuslajien sukupuolet käyttäytyivät pyynnin suhteen eri tavoin	44
3.5. Lajimäärittysten varmistaminen	46
3.5.1. <i>Parapoynx fluctuosalis</i> -lajin värimuotojen lisääntymiselimet	46
3.5.2. <i>Parapoynx fluctuosalis</i> -lajin värimuotojen DNA-viivakoodit	48
4. Tulosten tarkastelu	50
4.1. Runsaimmat riisipeltojen perhoset <i>Parapoynx</i> -suvun lajeja	50

4.2. Tutkimuksen muu hyönteisaineisto – mahdollisuus jatkoselvityksiin.....	52
4.3. Naaraiden poikkeuksellinen runsaus yllättävää	53
4.4. Säätekijöillä suuri vaikutus tutkimuslajien yleiseen ja kyläkohtaiseen esiintymiseen.....	56
4.5. <i>Parapoynx fluctuosalis</i> -lajin eri värimuodot eivät samaa lajia!.....	58
4.6. Riisin tuhohyönteisten vaikutus alueen riisinviljelyyn nyt ja tulevaisuudessa	60
4.7. Tulosten yleistettävyys ja luotettavuus	61
5. Yhteenveto ja johtopäätökset	64
6. Kiitokset.....	66
7. Kirjallisuus.....	67

Kannen kuva

Riisipeltoja Mangevossa Kaakkois-Madagaskarilla. Valkoinen piste kuvan oikeassa laidassa, pellonreunalla on perhosten pyyntiin käytetty valopyydys. © Jani Järvi.

Tiedekunta – Fakultet – Faculty Bio- ja ympäristötieteellinen tiedekunta		Laitos – Institution– Department Ympäristötieteiden laitos	
Tekijä – Författare – Author Jani Järvi			
Työn nimi – Arbetets titel – Title Tuholaisperhoset Kaakkois-Madagaskarin riisipelloilla – esimerkkilajeina <i>Parapoynx stagnalis</i> ja ristiriitainen <i>Parapoynx fluctuosalis</i> (Lepidoptera, Crambidae)			
Oppiaine – Läroämne – Subject Ympäristöbiologia			
Työn laji – Arbetets art – Level Pro gradu	Aika – Datum – Month and year Huhtikuu 2018	Sivumäärä – Sidoantal – Number of pages 75	
Tiivistelmä – Referat – Abstract			
<p>Riisi (<i>Oryza sativa</i>) on yksi maailman viljellyimmistä ravintokasveista. Siltä tunnetaan maailmanlaajuisesti 20 merkittävää tuhohyönteistä, joista monet ovat yöllä lentäviä perhosia ja jotka runsaina esiintyessään voivat aiheuttaa huomattavia satotappioita riisinviljelijöille. Tässä tutkielmassa selvitettiin, mitkä riisin tuholaisperhoselajit ovat runsaimpia Kaakkois-Madagaskarin runsastuottoisilla määriä ja pengerretyillä riisipelloilla ja mitkä ympäristömuuttajat vaikuttavat näiden runsaimpien lajien esiintymiseen. Aiemmissa maaseutuelinympäristöjen tutkimuksissa on havaittu, että maanviljelyn tehostuminen ja sen aiheuttama luontaisten elinympäristöjen häviäminen saattaa johtaa tuholaisien runsastumiseen. Kaakkois-Madagaskarin sademetsävyöhykkeellä metsien väheneminen lisääntyneen maanviljelyn takia on viime vuosikymmeninä ollut huomattavaa voimakkaan väestönkasvun seurauksena.</p> <p>Tutkimus suoritettiin kenttäkokeina Kaakkois-Madagaskarilla Ranomafanan kansallispuiston läheisyydessä vuoden 2015 marras-joulukuussa. Perhosia kerättiin vetisiltä riisipelloilta kolmella valopyydyksellä kolmen yön ajan kahdeksassa, maisemarakenteeltaan erilaisessa kylässä. Pyyntijaksojen aikana mitattiin ja kerättiin tietoa pyyntöiden sääolosuhteista. Tutkimusalueelta aiemmin tehdyn maanpeiteluokituksen avulla tarkasteltiin maisemamuuttujien vaihtelua pyyntipaikkojen läheisyydessä. Pyydyksillä kerätyt hyönteiset säilöttiin ja tuotiin Suomeen lajitunnistusta varten. Suomessa peltojen runsaslukuisimpien perhosten lajit ja sukupuolet määritettiin ulkoisten tuntomerkkien, lisääntymiselinten ja DNA-ivivakoodauksen avulla.</p> <p>Tulosten perusteella <i>Parapoynx</i>-suvun (Crambidae) lajit, tunnettu riisituholainen <i>Parapoynx stagnalis</i> ja <i>P. fluctuosalis</i>, jonka tuholaisstatus vaihtelee kirjallisuustilanteista riippuen, olivat selvästi tutkimusalueen riisipeltojen runsaimpia perhosia. Kaikkein runsain oli <i>P. fluctuosalis</i> -lajin tumma värimuoto. Aiempien tutkimusten mukaisesti tarkasteltavien yöperhosten runsauteen vaikuttivat ympäristömuuttujista eniten säättekijät ja maisematekijöiden vaikutus oli lähinnä suuntaa antavaa. Säättekijöistä lämmin ja kuiva sää lisäsivät perhosten määriä, kun taas pyyntiyöllä loistanut täysikuu vähensi pyyntisaalista huomattavasti. Maisematekijöistä ainoastaan riisipeltojen suuri määrä pyydyspaikan läheisyydessä lisäsi merkittävästi vain <i>P. fluctuosalis</i> -lajin raidallisen värimuodon runsauksia. Lajimääritysten yhteydessä tarkasteltu tutkimuslajien sukupuolijakauma oli poikkeuksellinen: naasperhoset olivat merkittävästi runsaampia kuin koiraat. Tulos oli vastoin aiempia tutkimuksia, joiden mukaan valopyynti houkuttelee yleensä enemmän koiras- kuin naaperhosia. Naaraiden runsautta suosi todennäköisesti lyhyt yökohtainen pyyntiaika, joka oli vain neljä tuntia auringonlaskusta eteenpäin. <i>Parapoynx fluctuosalis</i> -lajin eri värimuotojen morfologinen ja geneettinen tarkastelu varmistivat todennäköisesti ensimmäistä kertaa, että värimuodot edustavatkin kahta eri lajia, eivätkä saman lajin eri värimuotoja. Tutkielman tulokset kyseenalaistavat nykykäsityksen <i>Parapoynx</i>-lajien taksonomiasta.</p> <p>Tutkielman tulokset osoittavat ensimmäistä kertaa, että Ranomafanan kansallispuiston alueella, Kaakkois-Madagaskarilla esiintyy tunnettuja riisin tuholaisperhosia. Tulokset eivät kerro tuholaisien aiheuttamista mahdollisista satovaikutuksista, mutta vaikutukset ovat oletettavissa siellä missä lajeja esiintyy. Tuholaisten tunnistamisen ja niiden alueellisen kartoittamisen sanotaan kuitenkin olevan ensimmäinen askel, jotta niiden mahdollisesti aiheuttamia haittoja pystytään myös torjumaan ja ennustamaan. Riisin tuholaisperhosten kartoittaminen tutkimusalueella on myös tärkeää, jotta paikalliset riisinviljelijät ymmärtäisivät luontaisten elinympäristöjen tärkeyden niiden torjunnassa. Tutkimukset ovat nimittäin useaan otteeseen osoittaneet, että viljelpeltojen ympäristöjen eliöt ovat tärkeässä roolissa tuholaisien biologisen torjunnan suhteen. Aihetta jatkotutkimalla olisi ehkä mahdollista löytää yhteys alueen metsien häviämisen ja tuhohyönteisten määrien suhteen, mikä auttaisi paikallisia maanviljelijöitä ymmärtämään luonnontilaisten elinympäristöjen tärkeyttä myös heidän eläntönsä osalta. Tutkimuksen tuottama massiivinen, Luonnontieteellisen keskusmuseon Luomuksen kokoelmiin tallennettava hyönteisaineisto antaa joka tapauksessa mahdollisuuksia moniin lisäselvityksiin. Aineisto sisältää valtavan määrän hyönteisiä, joiden biologiasta, taksonomiasta ja esiintyvyydestä ei tiedetä välttämättä mitään.</p>			
Avainsanat – Nyckelord – Keywords Madagaskar, Ranomafanan kansallispuisto, riisipelto, tuhohyönteiset, ympäristömuuttajat, lajimääritys			
Ohjaaja tai ohjaajat –Handledare – Supervisor or supervisors Maria Heikkilä, Pasi Sihvonen, Tarmo Virtanen			
Säilytyspaikka – Förringställe – Where deposited Helsingin yliopiston digitaalinen arkisto Helda			
Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information Tiivistelmä suomeksi ja englanniksi			

Tiedekunta – Fakultet – Faculty Faculty of Biological and Environmental Sciences		Laitos – Institution– Department Department of Environmental Sciences	
Tekijä – Författare – Author Jani Järvi			
Työn nimi – Arbetets titel – Title Pest butterflies in the rice fields of South-East Madagascar – example species <i>Parapoynx stagnalis</i> and controversial <i>Parapoynx fluctuosalis</i>			
Oppiaine – Läroämne – Subject Environmental biology			
Työn laji – Arbetets art – Level Master's thesis		Aika – Datum – Month and year April 2018	Sivumäärä – Sidoantal – Number of pages 75
Tiivistelmä – Referat – Abstract			
<p>Rice (<i>Oryza sativa</i>) is one of the most cultivated crops in the world. There are 20 known pest insects that can cause significant yield losses to rice farmers when found abundant, and many of which are moths flying at night. This thesis investigated, which nocturnal rice pest moths are the most abundant in high-yielding paddy rice fields of South-East Madagascar, and which environmental variables effect on the occurrence of these species. In previous studies in agricultural ecosystems, it has been found that intensification of agriculture and the loss of natural habitats caused by agricultural actions may lead to increased pest amounts. In the rainforest zone of South-East Madagascar, the decline in forests due to agriculture has been remarkable in recent decades as a result of strong population growth.</p> <p>Research was conducted as a field study in southeastern Madagascar near the Ranomafana National Park in November-December 2015. The moths were collected from paddy rice fields with three light traps during three nights in each of the eight different villages having different landscape structure. Information on the weather conditions during the trapping nights was measured and observed. The structure of the landscape around the trapping sites was examined through a landscape classification, which was previously made from the area. The insects collected with the traps were stored and imported to Finland for species identification. In Finland, external characteristics, reproductive organs and DNA barcodes were used to determine species and sexes for the most abundant moths.</p> <p>Based on the results, species from the genus <i>Parapoynx</i> (Crambidae), a known rice pest <i>P. stagnalis</i> and <i>P. fluctuosalis</i>, whose pest status varies depending on the literature sources, were clearly the most numerous moths in rice fields of the research area. The most abundant taxon was the dark form of <i>P. fluctuosalis</i>. According to the general observations, the abundance of the moths was influenced most by the weather conditions of the trapping nights. Landscape factors showed only weak impacts on the abundances, which were mostly not significant. Warm and dry weather conditions increased the number of moths, while the luminosity caused by full moon significantly decreased the trapping results. Proportion of rice fields in the vicinity of the trapping site was the only landscape variable contributing significantly and solely to the abundance of the striped colour form of <i>P. fluctuosalis</i>: more rice fields meant more individuals of the taxon. Sex distribution of the <i>Parapoynx</i> species was strongly female-biased. This was in contrast to the earlier studies, which have shown that light traps attract more male moths than females. The abundance of the females was most probably favoured by a short trapping time, which was only four hours after the sunset. The morphological and genetic examination of the different colour forms of the <i>Parapoynx fluctuosalis</i> species showed probably for the first time that the two forms are actually two different species and not just different colour varieties of the same species. The results of the thesis challenge our present understanding of the taxonomy of <i>Parapoynx</i> species.</p> <p>The results of the study show for the first time that there are known rice pest butterflies in the surrounding agricultural area of Ranomafana National Park in South-East Madagascar. The results do not tell about the possible effects of pests to rice yields, but the impacts are presumable where the pests occur. Identification of pests and their regional surveys are, however, said to be the first step in order to prevent and predict their potential negative impacts. The field surveys of rice pests in the research area are also important in order for local rice farmers to understand the importance of natural habitats in preventing them. Studies have shown on several occasions that the natural enemies of the crop pests, living in the surroundings of the fields, play an important role in the biological control of pests. By further exploring this topic, it might be possible to find a link between the loss of forests and the number of pest insects in Ranomafana, which would help local farmers to understand the importance of natural habitats for their yields. However, the massive insect data produced by the study, which will be located in the entomological collections of the Finnish Museum of Natural History Luomus, already provides many additional possibilities for research as the material contains a vast number of insects whose biology, taxonomy and geographical distribution might be completely unknown.</p>			
Avainsanat – Nyckelord – Keywords Madagascar, Ranomafana National Park, rice field, pest insects, environmental variables, species identification			
Ohjaaja tai ohjaajat –Handledare – Supervisor or supervisors Maria Heikkilä, Pasi Sihvonen, Tarmo Virtanen			
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited Digital Repository of the University of Helsinki HELDA			
Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information Abstract in Finnish and in English			

1. Johdanto

1.1. Madagaskar ja riisinviljelyn ympäristövaikutukset

Riisi (*Oryza sativa*) on yksi eniten viljellyistä viljalajeista maailmassa (De Datta 1981). Madagaskarilla, missä maatalous on pääelinkeino, riisiä viljellään viljakasveista eniten (Goodman & Bensteadt 2003; FAO 2015). Tällä Intian valtameressä sijaitsevalla, maailman neljänneksi suurimmalla saarella riisiä viljellään sekä vedessä, pengerrettyillä pelloilla että kuivalla maalla (Goodman & Bensteadt 2003). Pääasiassa riisiä viljellään pienviljelmillä omavaraistuotantona, jonka tuotantotapa kuluttaa ympäristöä paljon: viljelmien perustaminen ja laajennus tapahtuvat kaskeamistekniikalla, jossa metsät hakataan ja poltetaan ravinteikkaan kasvualustan tuottamiseksi (Goodman & Bensteadt 2003). Kun muutaman vuoden jälkeen viljasadot vähenevät maan köyhtymisen seurauksena, vanhat kaskiviljelmät hylätään ja uudet raivataan (Rakotomanana 1989).

Aiemmin kaskeamiskulttuuri Madagaskarilla oli kestävä, kun vanhat pellot otettiin käyttöön 10–15 vuoden päästä niiden hylkäämisen jälkeen maaperän palauduttua hedelmälliseksi (Rakotomanana 1989). Nykyään Madagaskarin voimakkaasti kasvavan väestön vuoksi kaskisykli on lyhentynyt ja kasvualustat eivät ehdi uusiutua, jolloin paine uusien peltöjen perustamiselle ja siten metsien hakkuille kasvaa (Rakotomanana 1989; Styger ym. 2007; Ratnadass ym. 2017). Kaskikulttuuri tuottaa pääasiassa kuivan maan riisipelloja, joille vesi saadaan sateiden mukana, mutta alavilla mailla ja rinteiden juurilla kaskeamalla on mahdollista perustaa ja laajentaa myös vetisiä riisipelloja (Goodman & Bensteadt 2003). Vetisten, pengerrettyjen alanko- ja rinneriisipeltöjen perustaminen ja laajentaminen on yleisesti ottaen kannattavampaa, sillä niiden sadot ovat tutkitusti suurempia verrattuna kuivan maan riisipeltöihin (Pathak & Khan 1994; Goodman & Bensteadt 2003; Fageria ym. 2014). Vaikka riisistä on kehitetty useita kuivuutta kestäviä lajikkeita, on se alun perin kehittynyt kasvamaan kosteissa elinympäristöissä (Serraj, Bennett & Hardy 2009).

Riisinviljelyllä, kuten kaikella muullakin laajamittaisella ihmistoiminnalla, on aina ympäristövaikutuksia (Tilman 1999; Foley ym. 2005). Madagaskarilla suurimmat ja kohtalokkaimmat vaikutukset kohdistuvat luonnontilaisiin sademetsiin ja niiden lajistoon: metsien raivaaminen riisipelloiksi hävittää ja uhanalaistaa metsälajeja (Casse ym. 2004; Styger ym. 2007; Ramohavelo 2009). Madagaskarin metsistä onkin hävinnyt

yli 40 % vuodesta 1950 vuoteen 2000 mennessä (Green & Sussman 1990; Harper ym. 2007). Tämä on erityisen haitallista, sillä Madagaskar on määritelty yhdeksi luonnon monimuotoisuuskeskukseksi, etenkin erittäin monimuotoisten metsiensä ansiosta (Myers ym. 2000). Lajien ällistytävän runsauden lisäksi monet Madagaskarin lajeista ovat endeemisiä, eli kotoperäisiä: niitä ei esiinny missään muualla maailmassa, joten lajien häviäminen saarelta hävittää ne myös koko maailmasta (Phillipson ym. 2006). Metsäluontoon kohdistuvien vaikutusten lisäksi riisinviljelyllä on muitakin ympäristövaikutuksia: vesien ohjaaminen pengerretyille pelloille muuttaa ympäristön hydrobiologiaa, pelloille levitetyt tuholaismyrkyt saattavat aiheuttaa ongelmia peltoja ympäröivälle luonnolle, lannoitteet voivat rehevöittää alueen vesiä, ja riisinviljelyllä on seisovassa vedessä syntyvän metaanin takia myös ilmastoa lämmittäviä vaikutuksia (De Datta 1981; Tejada ym. 1993; Wang 1997; Roy ym. 2007).

1.2. Maanviljelyn luontovaikutukset – ihmisen ja hyönteisten näkökulma

Maiseman muuttuminen maanviljelyn myötävaikutuksesta näkyy muutoksina alueen eliölajistossa (Tilman 1999; Tscharntke ym. 2005). Maanviljelyn seurauksena tietynlaisten elinympäristöjen määrä kasvaa, samalla kun toisten vähenee: osa alueen lajeista hyötyy ja osa kärsii. Usein maanviljely tuottaa peltöjen kautta laajoja kasvien monokulttuureja, alueita, joilla kasvaa lähinnä vain yhtä tiettyä ihmisen sinne kylvämää tai istuttamaa kasvilajia (Tilman 1999). Monokulttuurit hyödyttävät esimerkiksi hyönteisiä, jotka käyttävät ihmisen viljelemiä kasveja ravinnokseen (Tilman 1999; Begon 2006). Monokulttuurien vakaat olot ja yltäkylläinen ravinnon määrä takaavat hyönteisten lisääntymiselle otolliset oltavat (Tscharntke 2005; Schowalter 2016). Maanviljelyn aiheuttamat muutokset luonnossa voivat myös tutkimusten mukaan sysätä liikkeelle uusien viljoja ravinnokseen käyttävien lajien kehittymisen: kun luontaisten ravintokasvien määrä vähenee, lajit saattavat siirtyä hyödyntämään viljakasveja (Bernal & Medina 2018; Schowalter, Noriega & Tscharntke 2018).

Uhanalaisten lajien kohdalla puhutaan luontaisten elinympäristöjen vähenemisestä ja niiden laadun heikkenemisestä, minkä seurauksena lajit usein uhanalaistuvat (Pullin 2002). Ihmisen viljelemiä kasveja hyödyntävien hyönteisten kohdalla tilanne on karrikoidusti päinvastainen: mitä enemmän peltopinta-alaa, sitä enemmän ravintoa ja mahdollisuuksia kasvuun ja lisääntymiseen (Lindenmayer & Fischer 2013). Toisinaan viljoja ravintonaan käyttävien hyönteisten määrä kasvaa

räjähdysmäisesti, jolloin ihmisen kannalta haitallisten hyönteisten liiallinen määrä nähdään ongelmana (Tscharntke 2005; Begon 2006). Tällaisia ihmisen näkökulmasta haitallisia lajeja kutsutaan tuholaisiksi (Begon 2006). On myös mahdollista, että viljelyalueiden keskittyminen tietyille alueille ja alkuperäisluonnon hävittäminen aikaansaavat entistä pahempia tuholaisongelmia (Schowalter, Noriega & Tscharntke 2018).

Vaikka maanviljely hyödyttää erityisesti tuhohyönteisiä, mikä on ihmisten kannalta kiusallista, on maanviljelyllä nähtävissä – hyönteisten näkökulmasta – muitakin positiivisia vaikutuksia. Esimerkiksi avoimille alueille sopeutuneet lajit menestyvät maatalouselinympäristön tuottamassa mosaiikissa hyvin ja hyönteisten lajirikkaus voi maanviljelysaluillaakin olla suuri (Öckinger & Smith 2007; Katoh, Sakai & Takahashi 2009). Maanviljely voi joissakin tilanteissa luoda lisää elintilaa uhanalaisille avoimilla alueilla viihtyville lajeille (Katoh, Sakai & Takahashi 2009). Ihmisten kannalta taas hyönteiset ovat tiettyjen kasvien viljelyn mahdollistamisessa täysin korvaamattomia tuottamiensa pölytyspalveluiden kautta (Zhang ym. 2007, Schowalter, Noriega & Tscharntke 2018). Ilman hyönteisiä suuri osa viljelemistämme kasveista jäisi pölyttymättä ja ruoantuotanto heikkenisi huomattavasti (Klein ym. 2007).

1.3. Riisituholaiset ja niiden vaikutus riisinviljelyyn

Kuten kaikilla viljakasveilla, on riisilläkin omat tuholaisensa. Riisiltä tunnetaan jopa 100 hyönteislajia, jotka käyttävät sitä ravinnokseen ja 20 niistä voi aiheuttaa merkittävää taloudellista vahinkoa (De Datta 1981; Pathak & Khan 1994). Riisiä syöviä tuhohyönteisiä esiintyy niin vetisillä kuin kuivilla riisipelloilla. Niitä esiintyy eniten lämpimissä ja kosteissa ympäristöissä, jollaisiin riisikin on parhaiten sopeutunut (De Datta 1981; Pathak & Khan 1994). Esimerkiksi tropiikissa, missä riisiä viljellään jatkuvasti vuoden ympäri, voi tuhohyönteisiäkin olla jatkuvasti havaittavissa eri kehitysvaiheissa olevina päällekkäisinä sukupolvina (De Datta 1981). Monet riisin tuhohyönteiset ovat riisin mittavien trooppisten ja subtrooppisten viljelyalueiden johdosta kosmopoliitteja, eli ne esiintyvät erittäin laajoilla alueilla maapallolla (Pathak & Khan 1994; Heinrichs & Barrion 2004). Riisin tuhohyönteiset hyödyntävät riisiä sen jokaisessa kasvuvaiheessa ja osa niistä saattaa kuljettaa mukanaan myös riisin virus- tai sienitauteja, mikä osaltaan lisää tuholaisien aiheuttamia vahinkoja (Pathak & Khan 1994).

Riisituholaisia ovat muun muassa erilaiset perhoset (Lepidoptera), kaskaat (Auchenorrhyncha), kovakuoriaiset (Coleoptera) ja ripsiäiset (Thysanoptera). Riisille aiheutettu haitta vaihtelee tuholaislajin mukaan: toiset syövät riisin lehtiä, toiset vartta ja osa tuholaista käyttää ravinnokseen kypsyviä riisinjyviä. Lajista riippumatta tuholaiset aiheuttavat riisinviljelylle ongelmia: ne haittaavat riisin kasvua, kun kasvin täytyy käyttää energiaa vaurioiden korjaamiseen ja siten ne vähentävät riisisatoja (De Datta 1981; Pathak & Khan 1994).

Hyönteistuhot riisipelloilla pienentävät riisin satoja tropiikissa merkittävästi (De Datta 1981). Kenttätutkimuksissa on saatu selville, että esimerkiksi Filippiineillä hyönteisiltä suojatuilla pelloilla sadot ovat olleet 4,9 tonnia hehtaarilta verrattuna 3,0 tonniin hehtaarilta pelloilla, jotka olivat tuhohyönteisille alttiina (Pathak & Khan 1994). Yleisesti ottaen osuus sadosta, joka menetetään tropiikissa riisin tuhohyönteisten takia, vaihtelee tutkimuslähteiden mukaan 6–44 % välillä (IRRI 1990). Tuhohyönteisten massaesiintymävuosina satotappiot ovat voineet arvioiden mukaan olla jopa 70–95 % koko sadosta kaikkein tuhoisimpien lajien takia (IRRI 1990). Riisiä ravinnokseen käyttävien hyönteisten aiheuttamat tuhot vaihtelevat kuitenkin suuresti tutkittavasta alueesta, vuodesta, pellosta ja tuholaislajista riippuen (Heinrichs & Barrion 2004).

Tuhotappioita torjuakseen ihmiset ovat kehittäneet erilaisia menetelmiä. Riisin tuholaisia voidaan torjua viljelytekniikoilla, muokkaamalla riisilajikkeista vastustuskykyisempiä tuholaisten sekä kemiallisin ja biologisin menetelmin (Pathak & Khan 1994; Heinrichs & Barrion 2004). Torjuntatavat viljelytekniikassa liittyvät peltojen vesitason säätelyyn ja kasvien istutusvälien sekä -ajankohdan säätelyyn, riisilajikkeiden muokkaamisessa perinteiseen jalostukseen sekä geenitekniikkaan ja kemiallisissa menetelmissä pelloille ruiskutettaviin hyönteismyrkkyyhin (De Datta 1981; Bonman, Khush & Nelson 1992; Pathak & Khan 1994; Maqbool ym. 2001). Biologisessa torjunnassa puolestaan pelloille voidaan levittää riisin tuhohyönteisten luontaisia saalistajia tai taudinaiheuttajia, kuten loispistiäisiä tai sukkulamatoja, tai suojella ja ylläpitää luontaisten saalistajien populaatioita riisipelloilla sekä niiden ulkopuolella (Heinrichs & Barrion 2004). Esimerkiksi monet riisin tuholaisperhoslajeista ovat yöaktiivisia ja niitä käyttävät luontaisesti ravinnokseen yöllä lentävät, hyönteisiä saalistavat lepakot (Neuweiler 2000). Lepakoiden onkin tutkimusten perusteella havaittu käyttävän ravinnokseen tuholaishyönteisiä ja siten maanviljelijöiden kokemat riisituholaisten aiheuttamat satotappiot ovat lepakoiden ansiosta vähäisempiä (Kunz ym.

2011; Maas ym. 2013). Biologinen torjunta nähdäänkin luonnon omana keinona – ihmistä hyödyttävänä ekosysteemipalveluna – hillitä tuhohyönteisten kantoja esimerkiksi ihmisen viljelemillä pelloilla (MEA 2005; Zhang ym. 2007).

1.4. Hyönteisten kerääminen ja pyyntitulokseen vaikuttavat tekijät

Hyönteisiä viljapelloilta keräämällä saadaan selville, mitä lajeja pelloilla esiintyy ja onko lajien joukossa tunnettuja tuholaisia. Tuholaisten runsauksia tarkastelemalla ja niiden mahdollisia syömäjälkiä ja aiheuttamia vaurioita tutkimalla voidaan arvioida tuhohyönteisten aiheuttamien vahinkojen laajuutta ja vaikutusta riisin satoon (IRRI 1990). Hyönteisten pyytämiseksi on olemassa erilaisia pyyntimenetelmiä, joiden valinta riippuu tehtävästä tutkimuksesta (Jalas 1992). Pyydystystavat vaihtelevat aktiivisesta, usein hyönteishaavin avulla tehtävästä hyönteisten pyytämisestä passiiviseen, jossa apuna käytetään erilaisia pyyntilaitteita, jotka ilman jatkuvaa ihmisen läsnäoloa keräävät ympäristön hyönteislajistoa. Passiivipyydyksiä käytetään usein kartoitustyyppiseen tutkimukseen, sillä ne toimivat vakioidusti ja niiden avulla on mahdollista saada kattava käsitys tietyn alueen, kuten esimerkiksi maatalouden peltoympäristöjen, hyönteislajistosta (Jalas 1992).

Suurin osa riisin eniten taloudellista tappiota tuottavista tuhohyönteisistä on yöllä lentäviä perhoslajeja, joiden toukat käyttävät riisiä ravinnokseen (IRRI 1990; Pathak & Khan 1994; Heinrichs & Barrion 2004). Yöperhosten kohdalla kartoitustyyppisessä tutkimuksessa käytetään apuna yleensä valopyydyksiä (Jalas 1992; Fry & Waring 1996). Pyydysten valolähteiden lähettämä valo houkuttelee perhosia, ja usein myös muita hyönteisiä luokseen, jonka jälkeen ne päätyvät pyydykseen, josta ne on helppo kerätä. Valopyydyksiä on useita erilaisia: muuttujina toimivat pyydyksen rakenne, valolähde ja se kuolevatko pyyntiasiaan joutuneet saaliit vai jäävätkö ne henkiin (Jalas 1992; Fry & Waring 1996).

Yöperhosten pyyntimääriin ei vaikuta pelkkä pyydystyyppi vaan myös monet ympäristömuuttujat (Jalas 1992; Fry & Waring 1996). Perhosten pyyntisaaliit riippuvat esimerkiksi yön lämpötilasta, kosteudesta, pilvisyydestä ja valoisuudesta eli kuun vaiheista (Williams 1936; Williams 1939; Williams, Singh & Ziady 1956; Yela & Holyoak 1997; Choi 2008). Yleisesti ottaen merkittävimmin muuttujina pidetään lämpötilaa ja kuun vaiheita: lämpimällä säällä pyydykset keräävät enemmän hyönteisiä kuin kylmällä ja täysikuun aikaan vähemmän kuin uudenkuun aikaan. Korkeat

yölämpötilat voivat kasvattaa perhosten runsauksia jopa 6–9-kertaisesti verrattuna viileisiin öihin (Yela & Holyoak 1997). Täysikuun aiheuttaman kirkkauden johdosta valopyydydysten valot houkuttelevat pyydyksiin huomattavasti vähemmän hyönteisiä, kuin uuden kuun aikaan – ero voi olla jopa nelinkertainen (Williams 1936, Williams, Singh & Ziady 1956; Yela & Holyoak 1997). Joissakin tutkimuksissa täydenkuun aikaan pyydyksistä ei ole käytännössä löytynyt yhtään hyönteistä (Williams 1936). Lämpötilan ja kuutamon lisäksi sateisuus ja kosteus usein vähentävät pyyntimääriä samoin kuin tuulisuus, sillä ankarissa sääoloissa perhosten on hankala lentää (Intachat, Holloway & Staines 2001; Choi 2008). Myös pilvisyydellä ja tuulisuudella on vaikutuksensa, sillä pilvisuus vähentää kuutamon kirkkautta ja siten lisää pyyntimääriä (Yela & Holyoak 1997). Perhosheimojen välillä on toki poikkeuksia säämuuttujen yleisvaikutuksiin: esimerkiksi yökkösten (Noctuidae) on havaittu lentävän tuulisemmalla säällä kuin muiden heimojen (Mizutani 1984).

Hetkittäisten sääolosuhteiden lisäksi pidemmän aikavälin kausittaiset vaihtelut vaikuttavat yöperhosten ja muiden hyönteisten runsauksiin. Esimerkiksi tropiikissa kuivan ja sadekauden vuorottelu saattaa määrittää lajien esiintyvyyttä ja runsautta (Wolda 1978). Yleisesti onkin havaittu, että alueilla, joilla kausien väliset vaihtelut ovat huomattavia, sadekaudella hyönteisiä kertyy pyydyksiin enemmän (Wolda 1978). Monien pyyntitulokseen, niin hetkellisesti kuin pitkällä aikavälillä, vaikuttavien tekijöiden takia yöperhosia kartoittaessa on erittäin tärkeää huomioida muuttujen mahdollinen vaikutus kerättyyn aineistoon, jotta tulokset olisivat mahdollisimman paikkansapitäviä ja luotettavia (Jalas 1992; Fry & Waring 1996).

1.5. Riisipeltojen tunnetut tuholaisperhoslajit Madagaskarilla

Madagaskarin, kuten muidenkin trooppisten maiden, hyönteislajisto tunnetaan vielä melko heikosti (Goodman & Bensteadt 2003). Uusia lajeja kuvataan vuosittain lisää ja monet löydetty lajit ovat edelleen tieteellisesti kuvaamatta (Goodman & Bensteadt 2003). Koska Madagaskarin rikas hyönteislajisto on yleisesti ottaen heikosti tunnettu, sama tilanne pätee myös maan riisipeltojen hyönteisiin. Alueella on tehty vain muutamia maanviljelysalueiden lajistoon keskittyneitä tutkimuksia, jotka ovat pääasiassa keskittyneet yksittäisiin tuhohyönteislajeihin – lähinnä *Maliarpha separatella* -perhoseen (Pyralidae) ja sen aiheuttamiin tuhoihin (Appert 1967; Appert 1969; Appert 1970; Breniere 1969; Bianchi ym. 1989).

Vuonna 2015 ilmestyi kuitenkin tutkimus, jossa tarkasteltiin kokonaisuutena Koillis-Madagaskarilla Alaotrajärven ympäristön riisipeltojen hyönteislajistoa pyrkimyksenä tunnistaa erityisesti tuholaislajit, mutta lisäksi myös näiden tuhohyönteisten luontaiset saalistajat (Rafaraso ym. 2015). Tutkimuksen aikana kerättiin yhteensä 1267 hyönteistä 139 lajista, joiden joukosta tunnistettiin ainakin seitsemän tunnettua riisin tuhohyönteistä: *Sesamia calamistis* (Lepidoptera, Noctuidae), *Maliarpha separatella* (Lepidoptera, Pyralidae), *Hispa gestroi* (Coleoptera, Chrysomelidae), *Heteroconus* sp. (Coleoptera, Dynastidae), *Heteronychus* sp. (Coleoptera, Dynastidae), *Diploxys fallax* (Heteroptera, Pentatomidae) ja *Borbo borbonica* (Lepidoptera, Hesperidae). Listan kaksi ensimmäistä on tunnettuja ja merkittäviä yöllä lentäviä riisin tuholaisperhosia, jotka runsaina esiintyessään voivat aiheuttaa huomattavia satotappioita riisinviljelijöille (Pathak & Khan 1994; Heinrichs & Barrion 2004). Näiden tunnettujen riisin tuholaisperhosten lisäksi tutkimuksen perhoslajilistassa esiintyivät myös *Parapoynx stagnalis* ja *Parapoynx fluctuosalis*, joista ensimmäinen on yleisesti mainittu tärkeäksi tuhohyönteislajiksi (Reissig ym. 1986; Heinrichs 1994; Pathak & Khan 1994; Heinrichs & Barrion 2004) ja joista jälkimmäisen asema riisiä hyödyntävänä lajina riippuu lähteestä (Reissig 1986; Agassiz 2012). Kaikki näistä Rafarasoan ym. (2015) mainitsemista neljästä lajista ovat yöaktiivisia perhosia (Heinrichs 1994; Pathak & Khan 1994; Khan 2000; Heinrichs & Barrion 2004; Landry & Roque-Albelo 2006; Agassiz 2012; Yule & Yong 2004; Saini ym. 2017).

Rafaraso ym. (2015) löytämistä tuholaisperhosista *Sesamia calamistis* ja *Maliarpha separatella* luokitellaan kumpikin ”kovertajiksi” (engl. stem borer), sillä niiden toukat syövät riisiä pääasiassa korren sisältä (Reissig ym. 1986; Heinrichs 1994; Pathak & Khan 1994; Heinrichs & Barrion 2004). Kumpikin laji luokitellaan pahimpien riisin tuhohyönteisten joukkoon, ja riisin lisäksi ne voivat esiintyä myös muilla ihmisen viljelemillä kasveilla (Heinrichs & Barrion 2004). *S. calamistis* hyödyntää useita heinäkasveja, joista ihmisille riisin lisäksi tärkeimpiä ovat maissi (*Zea mays*), hirssit (*Panicum* sp., *Pennisetum* sp., *Setaria* sp., *Eleusine* sp.) ja durrat (*Sorghum* sp.). *S. calamistis* -lajin on todettu olevan merkittävä lueteltujen viljakasvien tuhohyönteinen erityisesti Madagaskarilla ja sen kerrotaan esiintyvän runsaana ylänköalueilla (Heinrichs & Barrion 2004). *M. separatella* esiintyy puolestaan runsaana alankoalueilla ja on enemmän riisiin sidottu kuin *S. calamistis*: lajia löydetään riisin ohella vain muutamilta ihmiselle tärkeiltä heiniltä, kuten yhdeltä durralajilta (*Sorghum bicolor*) ja yhdeltä

varrasheinälajilta (*Andropogon tectorum*), joka on tärkeä karjan rehukasvi (Heinrichs & Barrion 2004).

Rafarasoan ym. (2015) luettelemat *Parapoynx stagnalis* ja *Parapoynx fluctuosalis* eroavat biologialtaan kahdesta edellä mainitusta lajista, sillä niiden toukat ovat akvaattisia: toukat muodostavat syömänsä kasvin lehdistä itselleen rullan, niin sanotun toukkakotelon, jonka sisään ne piiloutuvat ja jonka turvin ne liikkuvat kasvin eri osissa syöden lehtien ja korren pintasolukkoja (Pathak & Khan 1994; Heinrichs & Barrion 2004). Akvaattisen luonteensa vuoksi *P. stagnalis* on erityisen runsas pengerretyillä, vetisillä alanko- ja rinneisipelloilla eikä sitä esiinnykään kuin riisillä, joka kasvaa vedessä (Reissig ym. 1986; Shepard, Barrion & Litsinger 1995; Heinrichs & Barrion 2004). Riisin lisäksi *P. stagnaliks*en on todettu syövän ihmisen kannalta merkityksellisistä viljalajeista vain hirssejä (*Panicum* sp.) (Heinrichs & Barrion 2004).

Parapoynx fluctuosalis -lajin status riisiä hyödyntävänä lajina, kuten mainittu, on ristiriitainen. Jotkin lähteet (Khan 2000; Landry & Roque-Albelo 2006; Agassiz 2012; Saini ym. 2017) väittävät lajia tuholaiseksi, kun taas toiset sanovat lajin toukkien syövän pelkästään muita vedessä kasvavia lajeja, kuten vesiruttoja (*Hydrilla* sp.), lumpeita (*Nymphaea* sp.) ja erilaisia heiniä (Reissig ym. 1986; Shepard, Barrion & Litsinger 1995). Chantaraprappa & Litsinger (1986) tutkivat Filippiineillä kasvatuskokeiden avulla tarkemmin *P. fluctuosaliksen* käyttämiä ravintokasveja ja totesivat yksiselitteisesti, että laji ei selviä riisillä. Tilanne Madagaskarilla voi kuitenkin olla toinen, sillä tutkimus oli tehty oletettavasti lajin aasialaisella alalajilla (Agassiz 2012), eikä kirjallisuudesta löydy mainintaa siitä ovatko alalajien ravintokasvit alueesta riippumatta samoja vai eivät. Lisäksi Agassiz (2012) kertoo, että lajilta tunnetaan kahta eri värimuotoa, joista erityisesti tumma värimuoto on yleinen eteläisessä Afrikassa ja Madagaskarilla, ja joka aiemmin on tunnettu eri lajina. *P. fluctuosaliksen* ravintokasveja listaavat lähteet eivät mainitse kumman värimuodon ravintokasveista varsinaisesti puhutaan (Khan 2000; Landry & Roque-Albelo 2006; Agassiz 2012; Saini ym. 2017).

1.6. Tutkimuksen tavoitteet ja tutkimuskysymykset

Tämän työn tarkoituksena on kartoittaa Madagaskarin riisipeltojen tuhohyönteislajistoa Ranomafanan kansallispuiston läheisyydessä Kaakkois-Madagaskarilla. Työn tavoitteena on tuottaa tietoa alueella esiintyvistä lajeista ja niiden runsauksista painottuen runsaimpien ja siten mahdollisesti merkittävimpien tuhohyönteisten esiintyvyyteen.

Tutkimus keskittyy tarkastelemaan vetisten, pengerrettyjen riisipellojen tuhohyönteisiä, sillä nämä vetiset riisipellot ovat tunnetusti kaikista satoisimpia ja siten myös alttiimpia tuhohyönteisille (Pathak & Khan 1994; Goodman & Bensteadt 2003). Tuhohyönteisistä tarkastelukohteena ovat perhoset, sillä kaikista merkittävimpien riisin tuhohyönteisten joukossa perhoset ovat edustettuina ylivoimaisesti (IRRI 1990; Pathak & Khan 1994; Heinrichs & Barrion 2004). Lisäksi, koska nämä tunnetut riisin tuholaisperhoset ovat yöaktiivisia (Heinrichs 1994; Pathak & Khan 1994; Heinrichs & Barrion 2004; Landry & Roque-Albelo 2006; Agassiz 2012; Yule & Yong 2004; Saini ym. 2017), tutkimuksessa tarkastellaan vain vetisten riisipellojen yöllä liikkuvaa perhoslajistoa.

Työn tuloksia on myös mahdollista käyttää tutkimusalueella käynnissä olevaan Helsingin yliopiston Global Change and Conservation -tutkimusryhmän hankkeeseen, jossa tarkastellaan Madagaskarin lepakoiden biologiaa, niiden mahdollisesti levittämiä tauteja ja niiden potentiaalisesti tuottamia ekosysteemipalveluita biologisen torjunnan kannalta. Lepakot nimittäin yöaktiivisina saalistajina käyttävät luontaisesti ravinnokseen yöllä lentäviä hyönteisiä ja erityisesti perhosia (Neuweiler 2000).

Tuhohyönteisten kartoittamisen lisäksi tutkielma tarkastelee lajien esiintyvyyteen vaikuttavia tekijöitä, sillä kirjallisuudesta tiedetään, että yöperhosten pyyntituloksiin vaikuttavat tekijät ovat moninaisia (Williams 1936; Williams 1939; Williams, Singh & Ziady 1956; Yela & Holyoak 1997; Choi 2008). Perinteisten sääolosuhdemuuttujien lisäksi tutkitaan myös maisematason muuttujien vaikutusta perhosten runsauteen. On oletettavaa, että myös maiseman ja maankäytön vaikutus saattaa näkyä tuholaisperhosten runsauksissa (Foley ym. 2005; Tscharrntke ym. 2005).

Tutkimuskysymykset ja hypoteesit:

1. Mitkä tutkimusalueen riisipelloilla esiintyvistä tuholaisperhosista ovat runsaimpia?

Hypoteesini on, että vetisillä riisipelloilla tutkitusti runsaina esiintyvät *Parapoynx*-suvun lajit ovat runsaimpia (Reissig ym. 1986; Heinrichs & Barrion 2004).

2. Onko tutkittavien lajien sukupuolten runsauksissa eroja?

Hypoteesini on, että koiraat ovat runsaampia, sillä tutkimusten mukaan valopyydykset houkuttelevat usein koiraita enemmän kuin naaraita (Williams 1939; Malicky 1974; Acharya 1995; Altermatt, Baumeyer & Ebert 2009).

3. Mitkä sää- ja maisematekijät vaikuttavat runsaimpien lajien esiintymiseen?

Hypoteesini on, että säätekijöistä lämmin ja kuiva sää vaikuttaa perhosten runsauksiin positiivisesti ja yön valoisuus negatiivisesti, sillä näin on yleisesti havaittu tapahtuvan (Williams 1936; Williams, Singh & Ziady 1956; Yela & Holyoak 1997; Choi 2008). Maisematekijöiden osalta oletan, että riisipeltojen osuus maisemassa vaikuttaa perhosten runsauksiin positiivisesti ja metsien osuus negatiivisesti. Tutkimuksissa on nimittäin viime vuosina saatu selville, että peltopinta-alan kasvaminen ja luontaisten elinympäristöjen vähentyminen usein lisäävät tuholaisten määriä ja niiden aiheuttamia tuhoja (Bianchi, Booij & Tschamntke 2006; Segoli & Rosenheim 2012; Zhao ym. 2016).

Tämä pro gradu -tutkielma valottaa Madagaskarin tilannetta tuhohyönteisten osalta ja antaa tietoa aiheesta, jota ei ole aiemmin tutkittu tällä tarkkuudella Kaakoi-Madagaskarilla, Ranomafanan kansallispuiston alueella. Tutkimus suoritetaan kenttäkokeina passiivisten valopyydysten avulla sadekauden alkuvaiheessa, jolloin tuhohyönteisten kannat ovat yleensä suurimmillaan (Pathak & Khan 1994; Heinrichs & Barrion 2004), kansallispuiston ympäristön kylissä, jotka eroavat maisemarakenteelta toisistaan.

2. Aineisto ja menetelmät

2.1. Tutkimusalue ja -ajankohta

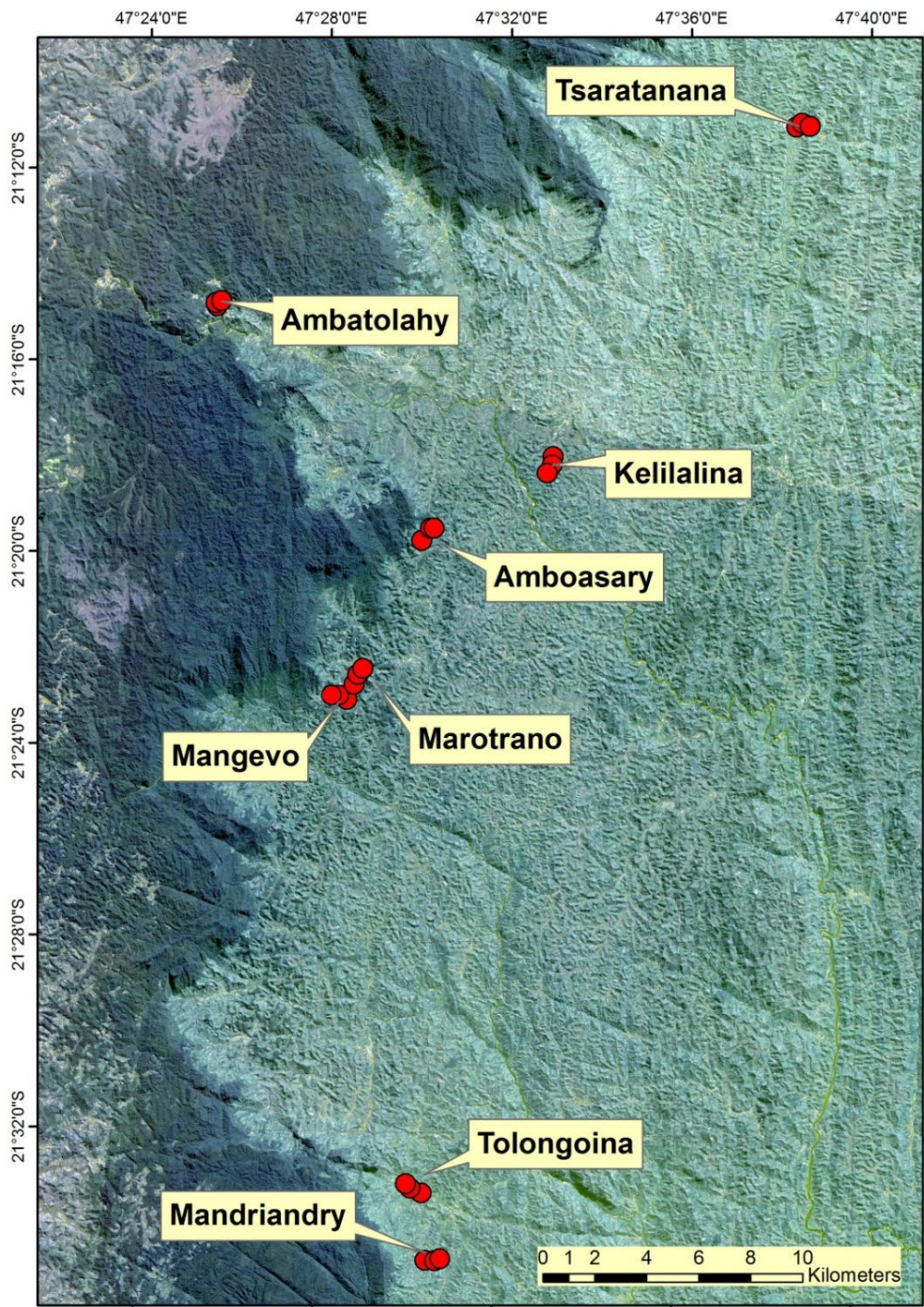
Keräsin aineiston tutkimustani varten Kaakkois-Madagaskarilla (Kuva 1) sijaitsevan Ranomafanan kansallispuiston ja sen eteläpuolisen Andringitran kansallispuistoon jatkuvan metsäkäytävän läheisyydessä vuoden 2015 marras-joulukuun aikana. Ranomafanan kansallispuisto on vuonna 1991 perustettu noin 43 500 hehtaarin kokoinen ylänkö- ja vuoristosademetsästä koostuva alue, jota ympäröi ihmisen voimakkaasti muokkaama heterogeeninen, pienviljelmien dominoima, suhteellisen avoin maaseutumaisema (Rocha, Virtanen & Cabeza 2015). Ranomafanan alueen vuotuinen sademäärä vaihtelee 1700–4300 mm välillä ja vuotuinen keskilämpötila on 17,7 °C (Rocha, Virtanen & Cabeza 2015). Alueen trooppista ilmastoa luonnehtii kuivempi kausi syyskuusta lokakuuhun ja sadekausi joulukuusta maaliskuuhun (Rocha, Virtanen & Cabeza 2015). Kansallispuistoa ympäröivien maanviljelysalueiden pääviljalaji on riisi, mutta sen lisäksi alueella viljellään myös muun muassa maniokkia, papuja, maapähkinää, maissia, banaania ja bataattia (Kari & Korhonen-Kurki 2013).

Varsinainen aineistonkeruu tapahtui kahdeksassa eri kylässä ja niiden riisipeltoalueilla Ranomafanan kansallispuiston ja Ranomafana–Andringitra-metsäkäytävän läheisyydessä (Kuva 2). Vietin kussakin tutkimuskylässä aina kolme yötä ja kolme päivää. Kylistä Ambatolahy, Amboasary ja Mangevo sijaitsivat alle kilometrin päässä yhtenäisestä metsäalueesta, Ranomafanan kansallispuistosta – Ambatolahyn riisipellot sijaitsivat aivan puiston laidalla. Marotranosta matkaa kansallispuistoon oli enemmän, lähes 1,5 km, mutta kylän ympäristössä oli pieniä sademetsäfragmenteja, toisin kuin Tolongoinan ja Mandriandryn ympärillä, jotka nekin olivat 1,5–2 km päässä yhtenäisestä metsästä. Tolongoina ja Mandriandry sijaitsivat lähellä Ranomafana–Andringitra-metsäkäytävää reilusti etelämpänä muihin kyliin verrattuna. Kelilalina ja Tsaratanana puolestaan sijaitsivat yli 5 km päässä kansallispuiston metsäalueesta ja edustivat, Tolongoinan ja Mandriandryn ohella, kaikkein voimakkaimmin ihmisen muokkaamaa maisemaa isoine peltoineen ja kyläkeskuksineen. Kaikki muut kylät paitsi Ambatolahy sijaitsivat alle 700 m korkeudella merenpinnasta, mutta Ambatolahy lähellä vuoristoista kansallispuistoa oli lähes 900 m korkeudessa. Mangevo ja Marotrano sijaitsivat alle kilometrin etäisyydellä toisistaan, mutta muiden kylien väliset etäisyydet

olivat kolmesta kilometristä kymmeniin kilometreihin. Tarkemmat tiedot kylien ominaisuuksista on esitelty taulukossa 1 (Taulukko 1).



Kuva 1. Tutkimusalueen sijainti Madagaskarilla (© Landsat, Google Maps 2018).



Kuva 2. Tutkimuskylien sijainti kartalla. Punaiset pisteet edustavat kunkin kylän kolmen pyydyksen sijainteja. Kartta luotu 26.6.2009 otetun satelliittikuvan pohjalta ArcMap-ohjelmalla. Kartan poikki kulkeva raja Ambatolahyn ja Kelilalinan kylien välissä on eri satelliittikuvien välinen raja eikä siis kerro maastonmuodoista (© SPOT, Euroopan avaruusjärjestö).

2.2. Sääolosuhteet pyynnin aikana

Keräsin tietoa pyynninaikaisista sääolosuhteista kannettavien, paristokäyttöisten EasyLog EL-USB-2 -tallentimien (Lascar Electronics) avulla sekä itse havainnoimalla.

Tallentimet mittasivat ja tuottivat tietoa lämpötilasta, kastepisteestä (lämpötilalukema, jossa kosteuden tiivistyminen alkaa) sekä suhteellisesta ilmakesteydestä (%-lukema, joka kertoo ilmassa olevan vesihöyryn määrästä suhteessa suurimpaan mahdolliseen määrään). Asetin tallentimet kirjaamaan mittaustulokset kymmenen minuutin välein. Ripustin tallentimet aina ennen ensimmäistä pyyntiyötä ja ennen pyynnin aloittamista pyydysten kattojen alle. Sää tietoja kerättiin tallentimien avulla kaikista muista kylistä paitsi Kelilalinasta, sillä tallentimien saapuminen Madagaskarille viivästyi.

Tallentimien tuottamien tietojen lisäksi kirjasin itse ylös pilvisyyden ja sateisuuden jokaisen pyyntiyön pyynnin aloitus- ja lopetusvaiheessa. Pilvisyyttä mittasin kahdeksanportaisella asteikolla: 0/8 täysin selkeää, 1/8 selkeää, 2/8 osittain selkeää, 3/8 melko selkeää, 4/8 puolipilvistä, 5/8 osittain pilvistä, 6/8 melko pilvistä, 7/8 pilvistä, 8/8 täysin pilvistä; ja sateisuutta viisiportaisella asteikolla: kostea ilma, tiheä sade, heikko sade, kova sade ja rankkasade. Pilvisyyden ja sateisuuden lisäksi pidin kirjaa myös pyyntiöiden kirkkaudesta eli tähtien ja kuun näkyvyydestä. Tiedot kirjaamistani kyläkohtaisista pyynnin sääolosuhteista on esitelty taulukossa 1 (Taulukko 1).

2.3. Riisiviljelmät pyyntijakson aikana

Kirjasin pyyntipaikkojen ympäristön riisiviljelmien tiedot ylös 25 m säteellä pyydyspaikasta (Taulukko 1). Kaikissa kylissä, joissa keräsin aineistoani, riisiä kasvoi pengerryksissä, vetisissä peltolohkoissa sekä paikoittain myös vastaperustettuina kaskiviljelminä tai kuivalla pellolla. Kaikkia riisin eri kasvuvaiheita oli nähtävissä: pienestä, vastaistutetusta noin 7–15 cm mittaisesta (veden pään osa) riisistä täysikasvuiseen ja jopa kypsiä tähkiä sisältävään, lähes 80 cm korkeaan (veden pään osa). Kylät erosivat hieman siinä mitä riisin kasvuvaiheita oli havaittavissa, mutta kaikissa kylissä korkeimmat riisit olivat noin 50 cm korkeita ja sisälsivät tähkiä. Vastaistutettuja riisin taimia oli kaikkien pyydyspaikkojen lähetyksillä.

Pyyntijakson ja ajan edetessä riisin kypsyysaste luonnollisesti kasvoi. Toiseksi viimeisessä tutkimuskylässä joistain peltolohkoista riisiä jo korjattiin viimeisenä pyyntipäivänä. Vaikka riisin kypsyysaste vaihteli pyyntijakson aikana, jokaisessa kylässä oli kuitenkin vetisiä, tuoreita riisiviljelmiä ja nuoria riisintaimia. Tiedot kirjaamistani kyläkohtaisista riisiviljelmätiedoista on esitelty taulukossa 1 (Taulukko 1).

Taulukko 1 A: Kylissä sijainneiden pyyntipaikkojen ominaisuudet maisematasolla ja kirjatut sääolosuhteet sekä riisin tila pyyntiaikavälillä.

Kylä	Pyynti- ajan- kohta	Pyydyspaikkojen yleismaisemakuvaus	Sääolot pyyntiöinä	Riisin tila (25 m säteellä pyydyspaikoista)	Keskimääräinen lyhin etäisyys yhtenäiseen metsäalueeseen	Pyydyspaikkojen keskimääräinen korkeus meren- pinnasta
Kelilalina	7.– 9.11.	Alankoaluetta, pyydykset tasaisessa maastossa. Maiseman läpi pieni puro (leveimmillään 2 m), jonka varrella paljon pienialaisia pengerrettyjä vetisiä riisipelloja. Peltöjen ympärillä matalilla kukkuloilla pensaikkoa ja puuryhmiä.	Vaihtelevan pilvistä ja kosteaa, tihkusadetta välillä	10–70 cm korkeita, osassa lohkoista tähtiä, jotka eivät vielä kypsiä	5,47 km	609 m
Tsaratanana	14.– 16.11.	Alankoaluetta, pyydykset tasaisessa maastossa. Maiseman läpi matala joki (leveimmillään 8 m), jonka varrella iso yhtenäinen pengerretty, vetinen riisipeltoalue sekä kuivan maan riisipelloja. Peltöjen ympärillä kukkuloilla pensaikkoa ja pieniä metsäalueita.	Vaihtelevan pilvistä ja kosteaa, tihkusadetta välillä	15–75 cm korkeita, osassa lohkoista tähtiä, jotka eivät vielä kypsiä	5,04 km	418 m
Ambatolahy	19.– 21.11.	Vuoristoaluetta, pyydykset rinteisessä maastossa. Maiseman läpi levenevä, matala joki (leveimmillään 6 m), jonka vieressä ja valuma-alueen rinteessä pienialaisia pengerrettyjä, vetisiä riisipelloja. Peltöjen ympärillä kukkuloilla tiheää vuoristosademetsää.	Heikkoa sadetta ja pilvistä, yhtenä yönä pyynnin lopetusvaiheessa kasvava kuutamo ja tähdet näkyvissä	15–50 cm korkeita, vain muutamassa lohkoissa tähtiä, jotka eivät vielä kypsiä	0,16 km	882 m
Amboasary	24.– 26.11.	Alankoaluetta, pyydykset tasaisessa maastossa. Kaksi isohkoa yhtenäistä riisipeltoaluetta, joiden yhteydessä matalat, pienet (leveimmillään 2 m) purot. Pengerrettyjä vetisiä riisipelloja ja myös kuivan maan kaskiriisiviljelmiä. Peltöjen lähellä kukkuloilla metsää ja pensaikkoa.	Vaihtelevan pilvistä, yhtenä yönä kaatosadetta, toisina tihkua. Kahtena yönä täysikuu pilvien takaa, jolloin todella valoisaa.	7–65 cm korkeita, vain muutamassa lohkoissa tähtiä, jotka eivät vielä kypsiä.	0,41 km	650 m

Taulukko 1 B: Kyläkohtaisten pyyntipaikkojen ominaisuudet maisematasolla ja sääolosuhteet sekä riisin tila pyyntiaikavälillä.

Kylä	Pyynti- ajan- kohta	Pyydyspaikkojen yleismaisemakuvaus	Sääolot pyyntiöinä	Riisin tila (25 m säteellä pyydyspaikoista)	Keskimääräinen lyhin etäisyys yhtenäiseen metsäalueeseen	Pyydyspaikkojen keskimääräinen korkeus meren- pinnasta
Mangevo	27.– 29.11.	Kumpuilevaa aluetta, pyydykset tasaisessa maastossa. Pitkä ja iso yhtenäinen riisipeltoalue, jonka vierellä matala joki (leveimmillään 4 m). Pengerrettyjä, vetisiä riisipeltoja. Peltojen lähellä kukkuloilla metsää, pensaikkoa ja kaskiriisiä.	Vaihtelevan pilvistä ja kovasta sateesta tihkuun. Yhtenä yönä loppuyöstä tähtiä ja vähenevä kuu, joten valoisaa.	10–80 cm korkeita, muutamissa lohkoissa tähkiä, jotka lähes kypsiä.	0,85 km	607 m
Marotrano	30.11.– 2.12.	Kumpuilevaa aluetta, pyydykset tasaisessa maastossa. Pitkä ja kapea yhtenäinen riisipeltoalue, jonka vierellä matala joki (leveimmillään 3 m). Pengerrettyjä, vetisiä riisipeltoja. Peltojen lähellä kukkuloilla metsää, pensaikkoa ja kaskiriisiä.	Pilvistä, kovasta sateesta tihkuun.	7–70 cm korkeita, vain muutamassa lohossa tähkiä, jotka lähes kypsiä.	1,48 km	603 m
Tolongoina	8.–10.12.	Alankoaluetta, pyydykset tasaisessa maastossa. Laajoja, yhtenäisiä ja vetisiä riisipeltoja, jotka pengerretty. Lähellä iso joki (leveimmillään 10 m). Peltojen ympärillä pensaikkoa, puita ja muita viljelmiä (esim. maapähkinä).	Vaihtelevan pilvistä, tihkusadetta.	10–75 cm korkeita, monin paikoin kypsiä tähkiä. Muutaman lohkon sato korjattu pyynnin lopussa.	1,98 km	385 m
Mandri- andry	11.– 13.12.	Kumpuilevaa maastoa, yksi pyydyksistä rinteessä, kaksi tasaisessa maastossa. Laaja, yhtenäinen, vetinen riisipeltoalue, joka pengerretty. Alueen keskellä joki (leveimmillään 4 m). Peltojen ympärillä kukkuloilla pensaikkoa ja yksittäisiä puita.	Vaihtelevan pilvistä ja kosteaa, mutta ei sadetta.	10–75 cm korkeita, monin paikoin kypsiä tähkiä ja jo kellertävää kasvustoa.	1,49 km	425 m

2.4. Tutkimusmenetelmät

2.4.1. Valopyynti

Käytin hyönteisten pyyntiin kaupallista, laipatonta valorysää (Hyönteistarvike Tibiale Oy, malli 0615AI), jonka katto oli halkaisijaltaan 90 cm ja suppilo 45 cm. Valorysän keräysastiana käytin kannellista 5 l muoviämpäriä, jonka kanteen leikkasin halkaisijaltaan noin 8 cm reiän valorysän suppilolle. Keräysastian pohjalle asetin 1 cm paksuisesta vaahtomuovista pohjan kokoisen vaahtomuovikappaleen kosteuden keräämiseksi, ja jotta pyydykseen päätyvät hyönteiset säilyisivät ehjinä suppilosta sisään pudotessaan.

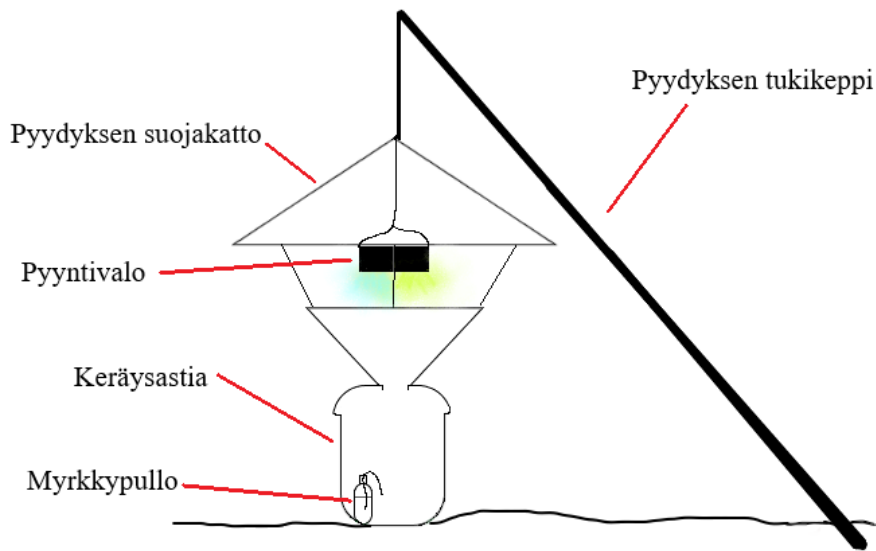
Pyydysten myrkkynä käytin kloroformia (CHCl_3). Myrkkypullot olivat kaupallisia (Tibiale Oy, malli 0631) muovisia pulloja, joiden korkin läpi tuli lanka, josta myrky pääsi haihtumaan keräysastiaan ja suppiloon. Kloroformia sisältävät myrkkypullot asetin pyydysten keräysämpäreiden pohjalle ja teippasin ne ämpärin seinään, jotta ne pysyivät pystyssä eivätkä kaatuisi pyydykseen tippuneiden perhosten päälle pyydyksiä kerätessä.

Valopyydysten valonlähteinä käytin yöperhosten pyyntiin suunniteltuja paristokäyttöisiä, kaupallisia Goodden GemLight -valoja (Wordlwide Butterflies Ltd.). Gemlight-valoissa oli kaksi erilaista LED-poltinta: yksi UV-valoa tuottava ja yksi näkyvää, vihreää valoa tuottava. Sidoin valaisimet roikkumaan rautalangalla rysän katosta.

Aineistoa keräsin kussakin tutkimusalueen kylässä pyydyksien avulla kolmen yön ajan. Käytin jokaisessa kylässä kolmea pyydystä, jotka sijoitin maastoon riisipelloille vähintään 120 metrin välein lähtökohtaisesti linjamuotoiseen asetelmaan pellonmuotojen sen salliessa. Asetin pyydykset niin, että niiden valolähteiden välillä ei ollut näköyhteyttä, jotta pyydysten valot eivät kilpailisi toistensa kanssa perhosten houkuttelussa. Valitsin pyydyspaikkojen sijainnin niin, että niiden ympärillä oli aina vetistä riisipeltoa, jossa kasvoi 25 m säteellä pyydyspaikasta vähintään yhdessä peltolohkossa vähintään 10 cm riisiä. Asetin rysät roikkumaan tukikeppien avulla peltojen penkereille niin, että keräysastiat olivat tasaisella alustalla, jotta mahdollinen tuuli tai mikään muu ei kaataisi niitä helposti (Kuva 3).

Varsinainen pyyntijärjestely tapahtui kussakin kylässä seuraavasti: auringon laskettua sytytin pyydysten valot ja sammutin ne neljä tuntia auringonlaskun jälkeen samassa järjestyksessä kuin olin laittanut ne päällekin, jotta pyyntiaika säilyisi

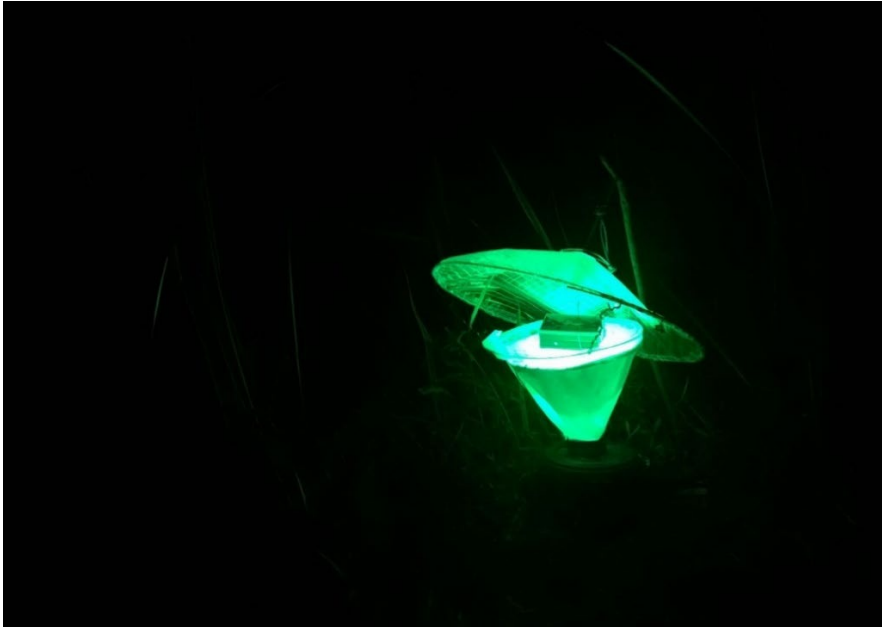
samana kussakin pyydyksessä. Pyydykskohtaiset pyynnin aloitus- ja lopetusajankohdat vaihtelivat kylittäin hieman, sillä etäisyydet ja matkan kesto pyydysten välillä eivät olleet täsmälleen samoja. Pyyntiaika rajautui neljään tuntiin, koska minulla oli rajallinen määrä ladattavia paristoja käytössäni. Valojen sammutuksen yhteydessä otin pyydysten keräysastiat sekä valot mukaani teltpaikkaamme, jossa seuraavana päivänä säilöin ensimmäisen yön pyynnin tuottamat hyönteiset pyydyskohtaisiin kuljetusrasioihin. Toisena ja kolmantena yönä menettely oli sama. Pyynnin yhteydessä kirjasin ylös pyyntipaikkojen peltomuuttujat sekä GPS-pisteen. Päivä- ja yökohtaiset kuvat (vastaavasti kuva 4 ja kuva 5) näyttävät pyydysasetelman maastossa eri vuorokauden aikoina.



Kuva 3. Havainnekuva (ei mittakaavassa) valopyydyksestä maastossa. © Jani Järvi.



Kuva 4. Pyydys riisipellolla päivällä odottamassa yön pyyntiä. © Jani Järvi.



Kuva 5. Pyydys riisipellolla yöaikaan valot päällä. © Jani Järvi.

2.4.2. Näytteiden kuljettaminen, käsittely, lajittelu ja preparointi

Säilöin kunkin yön, kuhunkin pyydykseen päätyneet hyönteiset omiin säilytysrasioihinsa pumpulin sekaan, jotta hyönteiset säilyisivät ehjinä Suomeen tuomista varten. Joissakin kylissä hyvin kosteiden öiden jälkeen hyönteiset olivat todella märkiä, sillä kosteutta oli tiivistynyt pyydysten keräysastioihin. Tällöin kuivatoin hyönteisiä keräysastioissaan ensin auringonpaisteessa ennen rasioihin laittamista. Pumpulin alle rasioiden pohjalle ripottelin Tymol-rakeita, jotta homeet eivät trooppisissa olosuhteissa tuhoaisi näytteitä (Noyes 1982). Kylävierailujen jälkeen säilöin hyönteisnäytteet Ranomafanassa sijaitsevan ValBio-tutkimusaseman pakastimiin näytteiden säilyvyyden takaamiseksi.

Pyyntijakson päätyttyä kuljetin hyönteiset Madagaskarilta Suomeen lajintunnistusta varten asiaankuuluvan luvan (Madagaskarin Ministère de l'Environnement, de l'Ecologie et des Forêts lupa nro 341N-EA12/MG15) kera. Suomessa pehmitin hyönteiset märillä paperipyyhkeillä vuoratuissa muovirasioissa petrimaljojen päällä kuivuneiden hyönteisten käsittelyn mahdollistamiseksi. Hyönteisten pehmittämisen jälkeen kävin aineiston läpi. Ensin erottelin kaikki perhoset erilleen muista hyönteislahkoista ja neulasin sekä levitin niiden siivet levityslaudan avulla tunnistamisen helpottamiseksi. Runsaslukuisista lajeista levitin noin 20 yksilöä per laji, jonka jälkeen neulasin loput. Erittäin runsaslukuisista perhoslajeista tallensin osan näytteistä irrallisina petrimaljoille. Muista hyönteisistä kuin perhosista neulasin osan ja loput vain lajittelin

lahkotasolle ja laskin, jonka jälkeen heitin neulaamattomat näytteet pois. Preparoin ja levitin hyönteisnäytteet vakiintuneiden ohjeiden mukaisesti (Koch 1956).

2.5. Lajien ja niiden sukupuolten määrittäminen

2.5.1. Ulkoiset tuntomerkit

Perhoslajeja ja -yksilöitä lajitellessa selvisi, että tietyt lajit olivat silmämääräisesti runsaimmin edustettuina aineistossa. Työn järjestyttämiseksi ja rajaamiseksi keskityin ainoastaan näihin runsaslukuisimpiin lajeihin ja jätin muut perhoset määrittämättä. Määrittämisjärjestyksen (Agassiz 2012; Yule & Yong 2004) perusteella määritin runsasyksilöiset lajit kuuluvaksi heinäkoisien heimon Crambidae, alaheimon Acentropinae, *Parapoynx*-sukuun (Hübner 1825). Lajeilla oli Crambidae-heimolle tyypilliset ominaisuudet: tyvestä suomuinen imukärsä, kuuloelinten sijainti takaruumiin vatsapuolen 2. jaokkeessa, praecintorium-rakenne, ja niiden tympanaalielinten rakenne on niin sanotusti ”avonainen” (Munroe & Solis 1998). Siipisuonitus oli Acentropinae-alaheimolle tyypillinen (Yule & Yong 2004). Afrikan Acentropinae-alaheimon lajeja käsittelevän tutkimuksen avulla määritin perhoset niiden siipikuvioiden ja -väriytyksen perusteella *Parapoynx fluctuosalis* (Zeller 1852) ja *Parapoynx stagnalis* (Zeller 1852) -lajeiksi (Agassiz 2012). Koillis-Madagaskarin riisipelloilla aiemmin tehty tutkimus (Rafaraso ym. 2015) ja sen lajiluettelo tukivat omia määrittämyksiäni.

Parapoynx stagnalis on siipiväliltään 12–18 mm leveä, päästään, jaloistaan ja takaruumiistaan valkoinen perhonen, jonka siivet ovat pohjaväritään valkoisia sisältäen mustia yksittäisiä, harvoja täpliä ja kermanruskeita aaltoilevia, lyhyitä raitoja (Agassiz 2012) (Kuvat 6 ja 7). Osa siipikuvioinneista voi kuitenkin myös puuttua kokonaan. Siipien valkoisen yleisvärin perusteella laji on helppo tunnistaa muista *Parapoynx*-lajeista. Lajin tuntosarvet ovat valkoisen ja okran kirjavat; koirilla tuntosarvissa on jaokkeissa tiheästi karvoja, kun taas naarailla niitä on hyvin vähän. Koirat ovat omien havaintojeni perusteella siipiväliltään myös usein selkeästi kapeampia kuin naaraat.

Parapoynx fluctuosalis on päästään valkoinen, keski- ja takaruumiistaan valkoruskearaidallinen perhonen, jonka naaraiden siipiväli on 18–24 mm ja koiraiden 13–16 mm (Agassiz 2012). Laji on siipiväriytykseltään ja -kuvioinniltaan hyvin vaihteleva. Yleisemmin sen etusiivet ovat valkoisen ja okran- tai oranssinruskean raidoitettuja ja niiden

keskellä sijaitseva piste on musta. Takasiiven kuviointi on samankaltainen kuin etusiivessä, mutta raidat ovat suurempia ja säännöllisempiä. Lajin tuntosarvet ovat heikosti raidalliset, sillä tuntosarviin jaokkeiden tyvet erottuvat tummempina alueina. *P. fluctuosaliuksen* tuntosarvissa on omien havaintojeni perusteella eroa naaraiden ja koiraiden välillä niin kuin *P. stagnaliksella*: naarailla tuntosarviin jaokkeissa on hyvin vähän karvoja, kun taas koirilla ne ovat tiheän karvoituksen peitossa. Muista *Parapoynx*-lajeista laji on erotettavissa erityisesti takasiipien suorien raitojen avulla.

Parapoynx fluctuosalis -lajista oli selvästi erotettavissa kaksi eri värimuotoa (Kuvat 8–11). Aiemmin eri lajeiksi määritetyt värimuodot olivat Agassiksen (2012) mukaan kuitenkin yhtä ja samaa *Parapoynx fluctuosalis* -lajia. Agassiz (2012) määrittelee lajin värimuodon, jossa perhosen takasiiven raidat yhdistyvät ja muodostavat paksun linjan ja jolla etusiipi, erityisesti naarailla, on yksivärisen ruskea nimellä ”*circealis*-muoto” aiemman lajinimen (*Nymphula circealis*, Walker 1859) mukaan. Tämä *circealis*-muoto on Agassizksen (2012) mukaan yleinen eteläisessä Afrikassa ja juuri Madagaskarilla. Erottelin tutkielmassani nämä kaksi eri värimuotoa toisistaan: kutsun *P. fluctuosaliuksen* lajikuvausmuotoa nimellä ”*Parapoynx fluctuosalis*, raidallinen värimuoto” ja Agassizksen *circealis*-muotoa nimellä ”*Parapoynx fluctuosalis*, tumma värimuoto”.

Määritin tutkimuslajien sukupuolet mikroskooppia käyttäen ulkoisten tuntomerkkien avulla tarkastellen siipien frenulumin rakennetta, tuntosarvia ja ulkoisia lisääntymiselimiä (Braun 1924; Acharya 1995; Agassiz 2012) (Taulukko 2).

Taulukko 2. Sukupuolten määrittämisessä käytetyt ulkoiset tuntomerkit.

Tuntomerkki	koiras	naaras
frenulum	yksittäinen, kiinnittymiskohta sormimainen	monihaarainen, kiinnittymiskohta monikarvainen
tuntosarvet	tiheäkarvainen	harvakarvaisen sileä
lisääntymiselinten kärki	pyöreä (valvat)	suippo (anaalipapillit)



Kuva 6. *Parapoynx stagnalis* -lajin koiras. © Jani Järvi.



Kuva 7. *Parapoynx stagnalis* -lajin naaras. © Jani Järvi.



Kuva 8. *Parapoynx fluctuosalis* -lajin tumman värimuodon koiras. © Jani Järvi.



Kuva 9. *Parapoynx fluctuosalis* -lajin tumman värimuodon naaras. © Jani Järvi.



Kuva 10. *Parapoynx fluctuosalis* -lajin raidallisen värimuodon koiras. © Jani Järvi.



Kuva 11. *Parapoynx fluctuosalis* -lajin raidallisen värimuodon naaras. © Jani Järvi.

Lajimäärittysten varmistamiseksi kaikille kolmelle tutkittavalle taksonille tehtiin genitaalipreparaatit sekä DNA-viivakoodit, joiden avulla lajien määrittäminen voitiin varmistaa. Hyönteistieteellisen tutkimuksen toisintamisen mahdollistamiseksi lajien määrittämiskeinojen kuvaus on erittäin tärkeää (Packer ym. 2018). Ilman tietoa lajien

tarkoista määrityskeinoista tutkimuksen tieteellisyys jää usein vajaaksi (Packer ym. 2018).

2.5.2. Lisääntymiselimet

Hyönteisten lisääntymiselimet (genitaalit) ovat rakenteeltaan lajityypillisiä ja niiden avulla pystytään määrittämään tutkittavat lajit ulkoisia tuntomerkkejä tarkemmin ja varmemmin (Eberhard 1985). Lisääntymiselimiä on käytetty lajinmäärityksen apuna jo yli 170 vuotta (Dufour 1844). Nykyisin lisääntymiselimet esitetäänkin taksonomisissa julkaisuissa rutiininomaisesti (Shapiro & Porter 1989; Mutanen ym. 2007).

Ohjaajani Pasi Sihvonen suoritti tutkimuslajien lisääntymiselinten preparoinnin. Lisääntymiselimet preparoitiin noudattaen vakiintuneita menetelmiä (Hardwick 1950; Robinson 1976): takaruumis irrotettiin ja näyte etiketoitiin, näytteitä keitettiin kaliumhydroksiliuoksessa (KOH) n. 5 minuuttia, näytteet puhdistettiin vedessä ja värjättiin, vesi poistettiin 99 % etanolilla ja lopuksi näytteistä valmistettiin kestopreparaatit näytteet säilövän Euparal-aineen avulla. *Parapoynx*-suvun koiraiden peniksen suojuksia (vesica) ja niiden rakenteita ei ole aiemmin esitetty kirjallisuudessa, joten myös ne preparoitiin esiin käyttämällä käänteistä evertointitekniikkaa (Sihvonen 2001). Osa näytteistä jätettiin glyseroliputkiin, mikä mahdollistaa näytteiden tarkemman tutkimisen. Preparoituja lisääntymiselimiä tutkittiin vertailevan morfologian avulla. Rakenteet valokuvattiin vielä näytteiden preparoinnin yhteydessä myöhemmän tarkastelun mahdollistamiseksi.

2.5.3. DNA-viivakoodaus

DNA-viivakoodaus on nykyisin yleisesti käytetty taksonomian ja populaatiobiologian menetelmä (Hebert ym. 2003; Hajibabaei ym. 2007). Perhosilla ja muilla hyönteisillä jopa alustavia lajikuvaus voidaan tehdä DNA-viivakoodien avulla, kun ulkoiset tuntomerkit eivätkä edes genitaalipreparaatit osoita eroja lajien välillä (Hebert ym. 2004; Hajibabaei ym. 2006). DNA-viivakoodaus perustuu oletukseen, jonka mukaan tiettyjä standardisoituja DNA-sekvenssipätkiä tarkastelemalla voidaan erottaa lajit toisistaan. Eläimillä tämä on yleisesti osa sytokromi c oksidaasigeeniä (COI) (Caterino, Cho & Sperling 2000; Roe & Sperling 2007). Ajatuksena on, että eliöiden geneettisen

materiaalin, DNA:n, vaihtelu lajien välillä on suurempi kuin vaihtelun määrä lajin sisällä (Hebert ym. 2003).

Tutkimustaksonien DNA-viivakoodaus suoritettiin tilaustyönä Luonnontieteellisen keskusmuseon Luomuksen DNA-laboratoriossa. DNA-viivakoodien avulla taksonien DNA:ta oli mahdollista verrata toisiinsa ja kansainväliseen DNA-tietokantaan, BOLD:iin, (The Barcode of Life Data System) (Ratnasingham & Hebert 2007). Pro gradu -tutkielmassani tuotetut viivakoodit tullaan tallentamaan BOLD-tietokantaan (www.boldsystems.org).

Tuotettujen DNA-viivakoodien avulla testattiin edustivatko analysoidut perhosityksilöt BOLD-tietokannasta löytyneitä *Parapoynx stagnalis* ja *Parapoynx fluctuosalis* -lajin DNA-sekvenssejä. DNA-viivakoodeista luotiin myös MEGA-ohjelman (versio 7.0.14) avulla lajien evolutiivista etäisyyttä määrittävä neighbour joining -puu, jossa käytettiin p-distance-mallia (Nei & Kumar 2000; Kumar, Stecher & Tamura 2016). Puusta pystyttiin tarkastelemaan, miten viivakoodatut perhosityksilöt ryhmittyvät toisiinsa nähdessä, ja mitä niiden ryhmittäminen kertoo lajien mahdollisista evolutiivisista etäisyyksistä.

2.6. Paikkatietoaineistot ja niiden käsittely

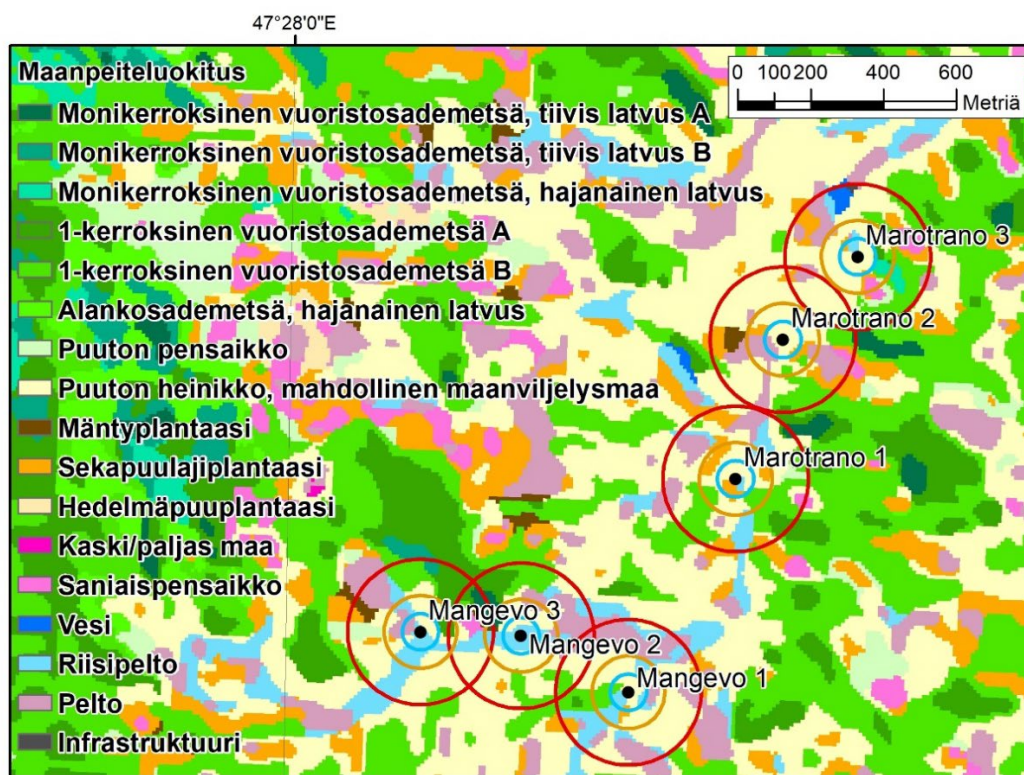
Selvitin tutkimuskylieni maisemarakennetta satelliittikuvista tehdyn maanpeiteluokituksen ja korkeusmallin avulla. Käytin pyydyspaikkojen topografisten piirteiden tarkasteluun 15 m pikselikoon ASTER-satelliittikuvaan pohjautuvaa digitaalista korkeusmallia ja maankäyttömuotojen tarkasteluun Suomen luonnonsuojeluliiton tuottamaa vuonna 2009 otetuista SPOT-satelliittikuvista tehtyä 5 m pikselikoon luokitusta (Turunen ym. 2014). Tein paikkatietoaineistojen käsittelyn ArcGIS 10 -paikkatieto-ohjelmiston (ESRI) ArcMap-ohjelman 10.3.1 versiolla.

Suomen luonnonsuojeluliiton maanpeiteluokitus oli jaettu 27 eri luokkaan. Ryhmittelin luokkia uudestaan järkevöittäakseni analyyseni (Taulukko 3): yhdistin eri metsäluokat, eri puuviljelmät sekä muut pellot kuin riisipellot ja puuttoman heinikon, joka luokittelussa oli ilmoitettu mahdolliseksi maanviljelysmaaksi, omiksi ryhmikseen. Uuden maisemaluokittelun ja korkeusmallin avulla laskin pyydyspaikoille eri maanpeiteluokitusten suhteelliset osuudet ja topografialukemat pyydyspaikan ympäriltä 50 m, 100 m ja 200 m säteillä (Kuva 12). Maanpeiteluokitukset, joiden oli oletettavaa selittää aineistoni vaihtelua ja jotka valitsin aineistoni analysointiin, olivat metsien

suhteellinen osuus, puuviljelmien suhteellinen osuus, riisipeltojen suhteellinen osuus, muiden peltöjen ja heinikon, eli mahdollisen maanviljelysmaan yhdistetty suhteellinen osuus sekä veden suhteellinen osuus pyyntipaikkojen ympärillä.

Taulukko 3: Suomen luonnonsuojeluliiton julkaisun mukainen maanpeiteluokitus ja niistä analyyseissä käyttämäni yhdistelmäluokat.

Suomen Luonnonsuojeluliiton maanpeiteluokitus	Käytetty yhdistelmäluokka analyyseissäni
Monikerroksinen vuoristosademetsä, tiivis latvus A	Metsä
Monikerroksinen vuoristosademetsä, tiivis latvus B	
Monikerroksinen vuoristosademetsä, hajanainen latvus	
1-kerroksinen vuoristosademetsä A	
1-kerroksinen vuoristosademetsä B	
Alankosademetsä, hajanainen latvus	
Mäntyplantaasi	Puuviljelmät
Sekapuulajiplantaasi	
Hedelmäpuuplantaasi	
Puuton heinikko, mahdollinen maanviljelysmaa	Heinikko ja muu pelto
Pelto	



Kuva 12. Esimerkkikuva Suomen Luonnonsuojeluliiton tuottamasta maanpeiteluokituksesta Marotrano- ja Mangevo-kylissä. Pyydyspaikat merkattu mustin pistein ja niiden ympärillä kehät 50 m (sininen), 100 m (keltainen) ja 200 m (punainen) etäisyydellä. Luokitusmääritelmät alkuperäisiä.

2.7. Tilastolliset analyysit

Tein tilastanalyysit tutkielmaani varten käyttäen IBM SPSS Statistics 25 -ohjelmaa. Tutkin analyysien avulla tutkimustaksonien kokonaisrunsausvaihtelua, taksonien sukupuolten runsausvaihtelua, eri kylien pyyntimäärien runsauksien vaihtelua ja sitä, mitkä muuttujat vaikuttavat taksonien yleisiin ja kyläkohtaisiin runsauksiin. Tarkastelin aluksi sekä vastemuuttujien että selittävien muuttujien arvojen normaaliutta Kolmogorov-Smirnovin ja Shapiro-Wilkin testien avulla. Totesin aineistoni arvojen olevan ei-normaalisti jakautuneita. Tästä syystä vertailtaessa eroja tutkimustaksonien yksilömäärien runsauksissa käytin ei-parametristä Friedmanin varianssianalyysiä, ja taksonien sukupuolten runsauseroja vertailtaessa käytin ei-parametristä Wilcoxonin varianssianalyysiä. Kyläkohtaisessa runsauksien vertailussa käytin ei-parametristä Kruskal-Wallis varianssianalyysiä.

Voidakseni tarkastella vastemuuttujien runsauksiin vaikuttavia tekijöitä, tutkin kaikkien muuttujien välisiä riippuvuuksia Pearsonin korrelaatioanalyysin tuottaman matriisin avulla. Koska korrelaatiomatriisi paljasti vahvoja riippuvuuksia eri selittävien muuttujien välillä, päädyin käyttämään pääkomponenttianalyysiä analyysien helpottamiseksi. Pääkomponenttianalyysin avulla muodostin uusia keskenään korreloimattomia selittäviä muuttujia, komponentteja, ja pystyin tilastollisessa tarkastelussa järkevöittämään kolmenkymmenenkuuden (36) selittävän muuttujani (Taulukko 4) määrää niiden yhdistyttyä järkeviksi komponenteiksi (Ranta, Rita & Kouki 2012). Ryhmittelin maisema- sekä sääolosuhdemuuttujat omiksi pääkomponenteikseen selkeyden vuoksi ja koska maisemaolosuhteet kuvastavat pidempiaikaista pyyntipaikan tilaa sääolosuhteiden ilmentäessä hetkellisempää tilannetta. Komponenttien muodostamisen jälkeen tarkistin vielä komponenttien väliset mahdolliset korrelaatiot: ainoastaan yksi komponenttipari, sääkomponentti 1 ja maisemakomponentti 2, korreloivat keskenään, mutta niiden välisen korrelaation arvo (-0,467) ei ollut niin vahva, että sen olisi voinut merkittävästi sanoa vaikuttavan analyysien tuloksiin (Siljander 2009).

Pyynnin aloitus- ja lopetusajan keskiarvot sekä pyynnin kokonaiskeston keskiarvon pidin omina muuttujinaan. Maisema- ja sääkomponenteista valitsin aineistoa kokonaisuutena eniten selittävimmat (kts. osio 3.4.1). Näillä valituilla komponenteilla ja pyyntiajoilla selvitin eri vastemuuttujien vaihtelua lineaaristen regressioiden avulla.

Tein regressioanalyysit askeltavalla analyysimenetelmällä, joka lisää selittävän muuttujan malliin yksi kerrallaan ja valitsee mallin, joka selittää

vastemuuttujan vaihtelua parhaiten pienimmällä mahdollisella selittävien muuttujien määrällä (Ranta, Rita & Kouki 2012). Analyysien tilastollisen merkitsevyyden rajana pidin p:n arvoja alle 0,05 ja p:n arvoja välillä 0,05–0,09 pidin suuntaa antavina.

Taulukko 4: Analyyseissä käytetyt selittävät muuttujat ja niiden kuvaukset.

Muuttuja	Kuvaus
Korkeus	Pyydyspaikan korkeus (m) merenpinnasta
Korkeus, ka. 100 m	Keskiarvo korkeudelle (m) merenpinnasta pyydyspaikkaa ympäröivän 100 m säteellä
Korkeus, sd. 100 m	Keskihajonta korkeudelle (m) merenpinnasta pyydyspaikkaa ympäröivän 100 m säteellä
Jyrkkyys	Pyydyspaikan jyrkkyysaste (°)
Jyrkkyys, ka. 100 m	Keskiarvo jyrkkyysasteelle (°) pyydyspaikkaa ympäröivän 100 m säteellä
Jyrkkyys, sd. 100 m	Keskihajonta jyrkkyysasteelle (°) pyydyspaikkaa ympäröivän 100 m säteellä
Metsä 50	Metsien suhteellinen osuus (%) 50 m säteellä pyydyspaikasta
Puuviljelmät 50	Puuviljelmien suhteellinen osuus (%) 50 m säteellä pyydyspaikasta
Vesi 50	Veden suhteellinen osuus (%) 50 m säteellä pyydyspaikasta
Riisipelto 50	Riisipeltojen suhteellinen osuus (%) 50 m säteellä pyydyspaikasta
Heinikko ja muu pelto 50	Heinikon ja muiden peltöjen suhteellinen osuus (%) 50 m säteellä pyydyspaikasta
Metsä 100	Metsien suhteellinen osuus (%) 100 m säteellä pyydyspaikasta
Puuviljelmät 100	Puuviljelmien suhteellinen osuus (%) 100 m säteellä pyydyspaikasta
Vesi 100	Veden suhteellinen osuus (%) 100 m säteellä pyydyspaikasta
Riisipelto 100	Riisipeltojen suhteellinen osuus (%) 100 m säteellä pyydyspaikasta
Heinikko ja muu pelto 100	Heinikon ja muiden peltöjen suhteellinen osuus (%) 100 m säteellä pyydyspaikasta
Metsä 200	Metsien suhteellinen osuus (%) 200 m säteellä pyydyspaikasta
Puuviljelmät 200	Puuviljelmien suhteellinen osuus (%) 200 m säteellä pyydyspaikasta
Vesi 200	Veden suhteellinen osuus (%) 200 m säteellä pyydyspaikasta

Riisipelto 200	Riisipeltojen suhteellinen osuus (%) 200 m säteellä pyydyspaikasta
Heinikko ja muu pelto 200	Heinikon ja muiden peltojen suhteellinen osuus (%) 200 m säteellä pyydyspaikasta
Pilvisyys alussa	Pilvisyyden keskiarvo (%) mitattuna kolmelta pyydyspaikalta pyynnin alussa
Pilvisyys lopussa	Pilvisyyden keskiarvo (%) mitattuna kolmelta pyydyspaikalta pyynnin lopussa
Pilvisyys ka.	Pilvisyyden keskiarvo (%) koko pyyntiajalta
Lämpötila ka.	Lämpötilan (°C) keskiarvo pyynnin ajalta
Lämpötila maks.	Lämpötilan (°C) maksimin keskiarvo pyynnin ajalta
Lämpötila min.	Lämpötilan (°C) minimin keskiarvo pyynnin ajalta
Kosteus ka.	Suhteellisen kosteuden (%) keskiarvo pyynnin ajalta
Kosteus maks.	Suhteellisen kosteuden (%) maksimin keskiarvo pyynnin ajalta
Kosteus min.	Suhteellisen kosteuden (%) minimin keskiarvo pyynnin ajalta
Kastepiste ka.	Kastepisteen (°C) keskiarvon pyynnin ajalta
Kastepiste maks.	Kastepisteen (°C) maksimin keskiarvon pyynnin ajalta
Kastepiste min.	Kastepisteen (°C) minimin keskiarvon pyynnin ajalta
Pyynnin lopetusajan ka.	Pyynnin lopetusajan (mm:hh) keskiarvo
Pyynnin aloitusajan ka.	Pyynnin lopetusajan (mm:hh) keskiarvo
Pyynnin kokonaisajan ka.	Pyynnin kokonaisajan (mm:hh) keskiarvo

3. Tulokset

3.1. Hyönteispyynnin kokonaistulokset sekä kokonaispyyntierot kylien välillä

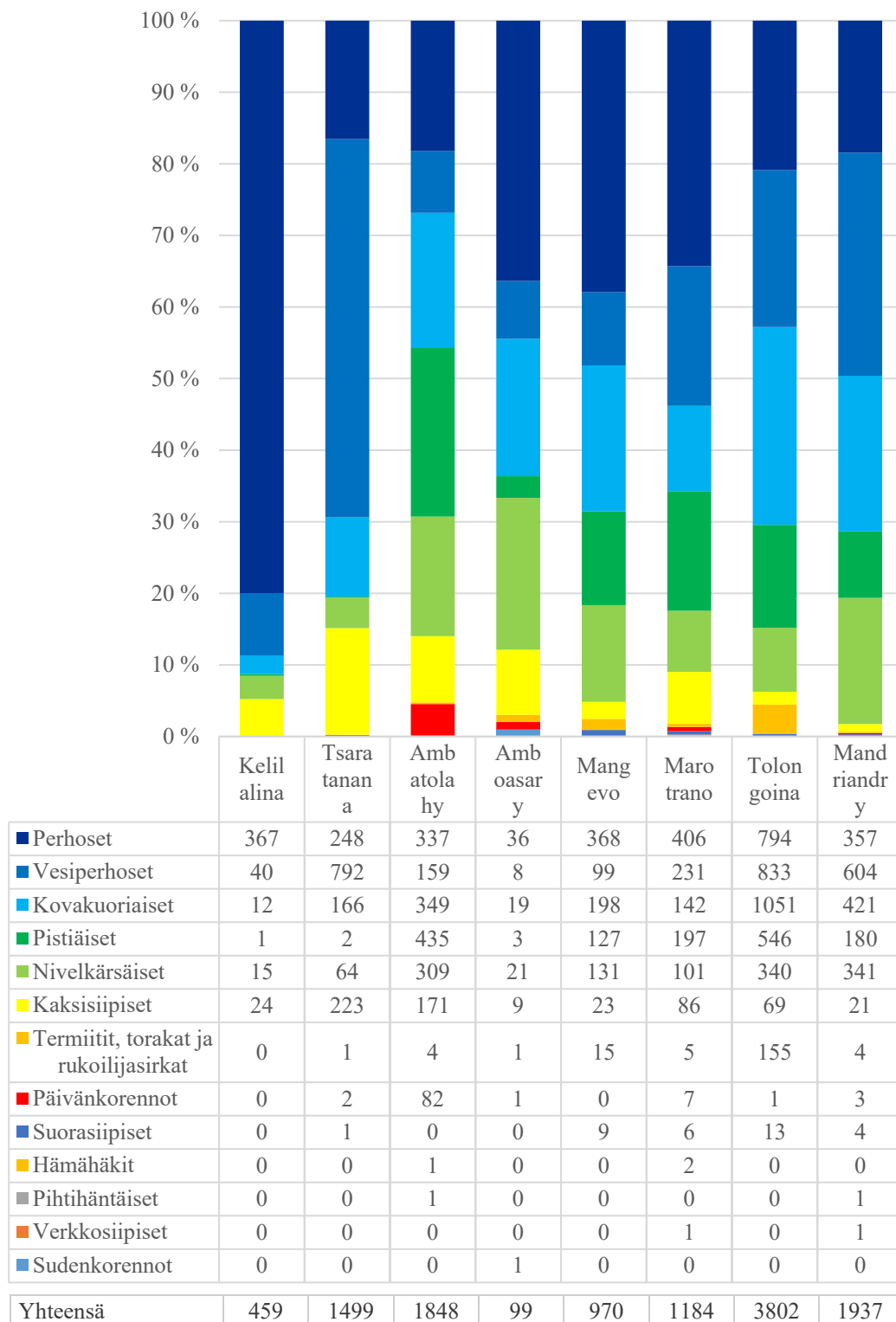
Kahdeksan kylän valopyydykset keräsivät pyyntijakson aikana yhteensä 11 798 niveljalkaista, 11 795 hyönteistä ja kolme hämähäkkiä. Perhosia kertyi pyydyksiin yhteensä 2913 (24,7 % kaikista niveljalkaisista), mikä teki perhosista kokonaismäärällisesti runsaimman niveljalkaislahkon (Taulukko 5). Perhosten jälkeen runsaimmat lahkot olivat vesiperhoset, kovakuoriaiset, pistiäiset ja nivelkärsäiset. Muiden lahkosten yksilömäärät jäivät alle tuhanteen yksilöön ja osuudet alle kymmeneen prosenttiin.

Taulukko 5: Niveljalkaislahkojen yksilömäärän runsaudet ja suhteelliset osuudet kaikista niveljalkaisista.

Niveljalkaislahko	Yksilömäärä	Osuus niveljalkaisten kokonaisyksilömäärästä
Perhoset (Lepidoptera)	2913	24,7 %
Vesiperhoset (Trichoptera)	2766	23,4 %
Kovakuoriaiset (Coleoptera)	2358	20,0 %
Pistiäiset (Hymenoptera)	1491	12,6 %
Nivelkärsäiset (Hemiptera)	1322	11,2 %
Kaksisiipiset (Diptera)	626	5,3 %
"Termiitit, torakat ja rukoilijasirkat" (Dictyoptera)	185	1,3 %
Päivänkorennot (Ephemeroptera)	96	0,8 %
Suorasiipiset (Orthoptera)	33	0,3 %
Hämähäkit (Araneae)	3	< 0,1 %
Pihtihäntäiset (Dermaptera)	2	< 0,1 %
Verkkosiipiset (Neuroptera)	2	< 0,1 %
Sudenkorennot (Odonata)	1	< 0,1 %
Yhteensä	11798	100 %

Niveljalkaisten kokonaisrunsauksissa sekä lahkosten suhteellisissa osuuksissa (Kuva 13) oli nähtävissä eroja kylien välillä. Niveljalkaisten kokonaismäärät kylien välillä vaihtelivat Amboasaryn 99 yksilöstä Tolongoinan 3 802 yksilöön. Perhoset olivat neljässä kylässä kahdeksasta suhteellisesti runsain niveljalkaislahko, kun taas muissa kylissä joko kovakuoriaiset, vesiperhoset tai pistiäiset olivat runsaimpia. Perhosten suhteellinen runsaus vaihteli noin 80 % ja noin 16 % välillä. Perhoset, kovakuoriaiset,

vesiperhoset, pistiäiset, kaksisiipiset ja nivelkärsäiset muodostivat kylästä riippuen kolme suhteellisesti runsainta lahkkoa.



Kuva 13. Niveljalkaisten kolmen pyyntiön kokonaisrunsaudet ja lahkkojen suhteelliset osuudet kylittäin laskevassa järjestyksessä kokonaismäärällisesti runsaimmasta lahkosta vähälukuisimpaan.

3.2. *Parapoynx*-lajien yleiset runsausvaihtelut ja kyläkohtaiset erot

Perhosista selkeästi runsaimman ryhmän muodostivat *Parapoynx*-suvun lajit. Niiden yksilömäärä oli yhteensä 1717 ja osuus kaikista perhosista yhteensä 58,9 % (Taulukko 6). *Parapoynx*-taksonista kokonaisyksilömäärällisesti runsain oli *P. fluctuosalis* -lajin tumma värimuoto 817 yksilöllä, toiseksi runsain *P. fluctuosalis* -lajin raidallinen värimuoto 557 yksilöllä ja kolmanneksi runsain *P. stagnalis* 343 yksilöllä.

Taksonien välisten runsauserojen tarkasteluun käytetty Friedmanin varianssianalyysi kertoi, että erot runsauksissa olivat yleisesti ottaen tilastollisesti merkitseviä, $\chi^2(2) = 32,667$, $p = 0,000$. *P. fluctuosalis* -lajin tumman värimuodon kaikkien kylien pyynnin tuottama yhteenlaskettu runsaus poikkesi merkitsevästi raidallisen värimuodon runsaudesta ($p = 0,000$). *P. fluctuosalis* -lajin tumman värimuodon runsaus poikkesi merkitsevästi myös *P. stagnalis* -lajin runsaudesta ($p = 0,000$), mutta *P. fluctuosalis* -lajin raidallisen värimuodon runsaus poikkesi *P. stagnalis* -lajin runsaudesta vain suuntaa antavasti ($p = 0,080$). Testin antamien järjestyslukujen keskiarvojen mukaan *P. fluctuosalis* -lajin tumma värimuoto oli tilastollisesti runsain, sillä sen kaikkien kylien kaikkien pyydysten keräämien yksilömäärien järjestyslukujen keskiarvo oli 2,49. Toiseksi runsain oli *P. fluctuosalis* -lajin raidallinen värimuoto (1,90) ja kolmanneksi *P. stagnalis* -laji (1,61).

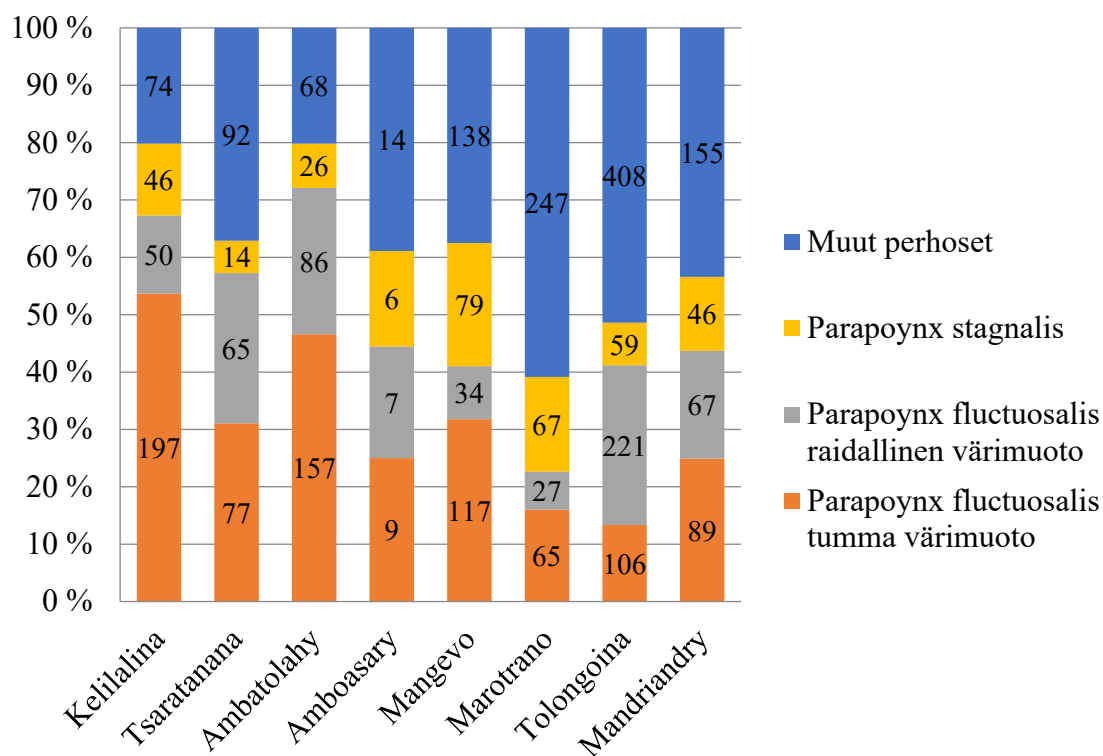
Parapoynx-lajin perhosten yhteenlaskettu runsaus oli lähes 15 % pyydysten tuottamasta niveljalkaisten kokonaisyksilömäärästä (Taulukko 6). Muiden kuin *Parapoynx*-perhosten suhteellinen osuus jäi täten 41,1 % kaikkien perhosten kokonaisyksilömäärästä ja 10,2 % kaikkien niveljalkaisien kokonaisyksilömäärästä.

Taulukko 6: *Parapoynx*-taksonien ja muiden perhosten kokonaisyksilömäärien runsaudet ja suhteelliset osuudet kaikista perhosista sekä kaikista niveljalkaisista.

Taksoni	Yksilömäärä	Osuus kaikkien perhosten kokonaisyksilömäärästä	Osuus niveljalkaisten kokonaisyksilömäärästä
<i>Parapoynx fluctuosalis</i> tumma värimuoto	817	28,0 %	6,9 %
<i>Parapoynx fluctuosalis</i> raidallinen värimuoto	557	19,1 %	4,7 %
<i>Parapoynx stagnalis</i>	343	11,8 %	2,9 %
Parapoynx-taksonit yhteensä	1717	58,9 %	14,5 %
Muut perhoset	1196	41,1 %	10,2 %
Kaikki perhoset yhteensä	2913	100,0%	24,7 %

Parapoynx-taksonien kokonaisrunsaudet ja suhteelliset osuudet kolmen pyyntiön yhteistuloksena vaihtelivat kylittäin (Kuva 14). *Parapoynx fluctuosaliksen* tumma värimuoto oli runsain kuudessa kylässä kahdeksasta, yhdessä kylässä *P. stagnalis* oli runsain ja yhdessä kylässä *P. fluctuosaliksen* raidallinen värimuoto. *Parapoynx fluctuosaliksen* tumman värimuodon yksilömäärä vaihteli Kelilalinan 197 yksilöstä Amboasaryn yhdeksään yksilöön, *P. fluctuosaliksen* raidallisella värimuodolla Tolongoinan 221 perhostesta Amboasaryn seitsemään perhoseen ja *P. stagnaliksella* Mangevon 79 yksilöstä Amboasaryn kuuteen yksilöön.

Kaikkien *Parapoynx*-lajien yhteenlaskettu määrä oli suurimmillaan Tolongoinassa, 386 yksilöä, ja pienimmillään Amboasaryssa, 22 yksilöä (Taulukko 7). Muiden kuin *Parapoynx*-lajien perhosten määrä vaihteli Tolongoinan 408 yksilöstä Amboasaryn 14 yksilöön. Kaikkien perhoslajien yhteenlaskettu yksilömäärä oli suurin Tolongoinassa, 794 perhosta, ja pienin Amboasaryssa, 36 perhosta. Kuudessa kylässä kahdeksasta *Parapoynx*-perhoset olivat suhteellisesti selvästi runsaampia kuin muut perhoslajit, mutta Marotranossa ja Tolongoinassa muiden perhosten osuus ylitti 50 % kaikista perhosista (Kuva 14).



Kuva 14. *Parapoynx*-taksonien ja muiden perhosten runsaudet sekä suhteelliset osuudet kolmen pyyntiön yhteistuloksena kylittäin.

Taulukko 7: *Parapoynx*-taksonien yhteenlaskettu runsaus ja kaikkien perhosten yhteenlaskettu runsaus kolmen pyyntiön yhteistuloksena kylittäin.

	Kelilalina	Tsaratanana	Ambatolahy	Amboasary	Mangevo	Marotrano	Tolongoina	Mandriandry
<i>Parapoynx</i> -taksonit yhteensä	293	156	269	22	230	159	386	202
Kaikki perhoset yhteensä	367	248	337	36	368	406	794	357

Erot *Parapoynx*-taksonien yhteenlasketussa ja taksonikohtaisissa runsauksissa eri kylien välillä olivat Kruskal-Wallis testin varianssianalyysien perusteella merkitseviä. Kylät erosivat toisistaan niin *Parapoynx fluctuosalis* -lajin tumman värimuodon ($p = 0,002$; $N = 72$), *Parapoynx fluctuosalis* -lajin raidallisen värimuodon ($p = 0,000$; $N = 72$) kuin *Parapoynx stagnalis* -lajin runsauksien ($p = 0,005$; $N = 72$) suhteen. Lisäksi kylät erosivat toisistaan myös *Parapoynx*-lajien yhteenlaskettujen runsauksien osilta ($p = 0,000$; $N = 72$).

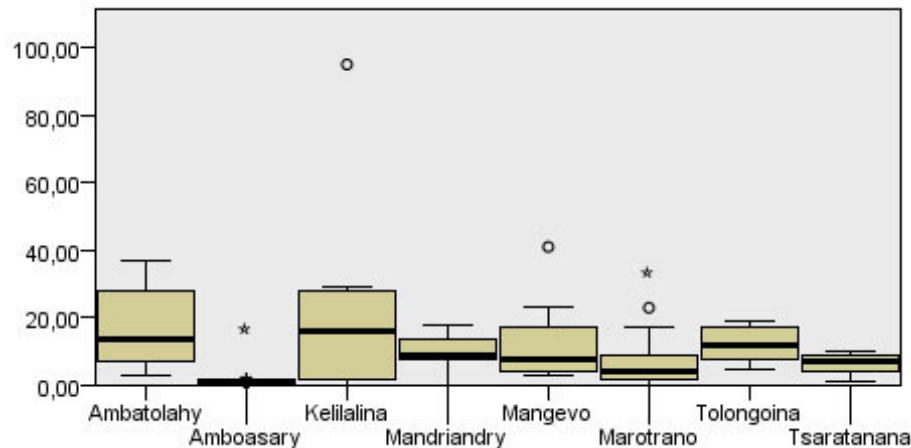
Parapoynx fluctuosalis -lajin tummaa värimuotoa oli kylävertailun mukaan merkitsevästi vähemmän Amboasaryssa kuin missään muussa kylässä (Kuva 15). Lisäksi Marotrano poikkesi Ambatolahysta tumman värimuodon vähäisemmällä määrällä. Ero Amboasaryn ja muiden kylien välillä oli kaikissa kylä-kylä-vertailuissa erittäin merkitsevä (Taulukko 8). Amboasaryssa kolmen pyyntiön keskiarvoinen runsaus *P. fluctuosalis* -lajin tummalle värimuodolle oli yhden yksilön luokkaa, kun muissa kylissä runsaus vaihteli keskiarvollisesti noin viiden ja kahdenkymmenen yksilön välillä.

Parapoynx fluctuosalis -lajin raidallisen värimuodon kohdalla Tolongoina ja Amboasary erottuivat selkeästi muista kylistä (Kuva 16). Tolongoinassa *P. fluctuosalis* -lajin raidallista värimuotoa oli merkitsevästi enemmän kuin muissa kylissä, kun taas Amboasaryssa merkitsevästi vähemmän. Merkitsevyyserot kylävertailuissa olivat myös vahvoja (Taulukko 9). Amboasaryssa raidallisen värimuodon yksilöitä päätyi pyydyksiin keskiarvollisesti yhden yksilön verran, kun taas Tolongoinassa keskiarvo oli reilu 25 yksilöä per pyydys per yö. Muissa kylissä keskiarvo vaihteli noin viiden ja reilun kymmenen yksilön välillä.

Myös *Parapoynx stagnalis* -lajin kohdalla Amboasary erottui muista kylistä selvimmin lajin yksilömäärän vähyydellä (Kuva 17). Amboasaryn lisäksi myös Kelilalinassa ja Tsaratananassa *P. stagnalis* -lajin runsaus oli merkitsevästi vähäisempää

kuin muissa kylissä, mutta erot eivät olleet niin merkitseviä kuin Amboasaryn ja muiden kylien välillä (Taulukko 10). *P. stagnalis* oli tutkittavista taksoneista selvästi kaikkein vähälukuisin, sillä sen yksilömäärien keskiarvot kyläkohtaisesti jäivät kaikki reilusti alle kymmenen yksilön.

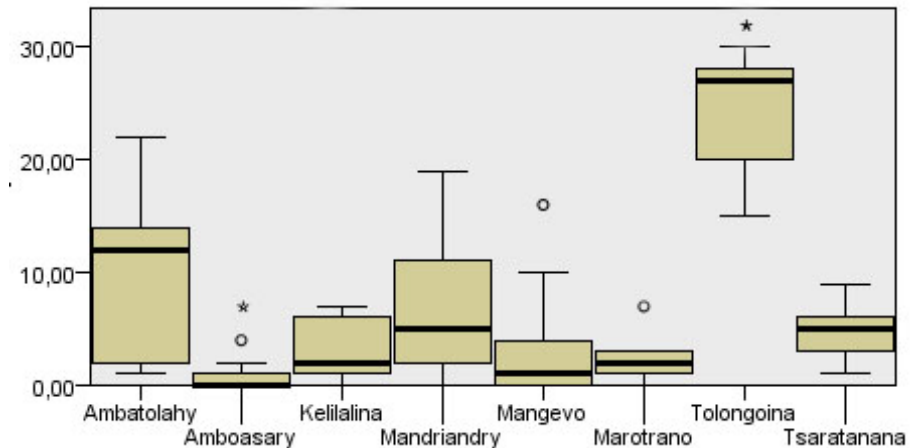
Kaikkien *Parapoynx*-taksonien yhteenlaskettuja runsauksia kyläkohtaisesti vertailemalla Kruskal-Wallis-testin varianssianalyysi paljasti, että Amboasary ja Tolongoina erottuivat muista kylistä selvästi (Kuva 18). Amboasaryssa oli kaikkiin muihin kyliin nähden merkitsevästi vähemmän *Parapoynx*-lajien yksilöitä (Taulukko 11), kun taas Tolongoinassa oli muihin kyliin nähden merkitsevästi enemmän yksilöitä. Siinä missä Tolongoinassa pyydyksiin päätyi keskiarvollisesti lähes 50 yksilöä per yö per pyydys, Amboasaryssa vastaava luku oli alle viiden luokkaa ja muissa kylissä noin kymmenen ja kahdenkymmenen yksilön välillä.



Kuva 15. *Parapoynx fluctuosalis* -lajin tumman värimuodon runsauden box plot -kuvaaja. Tumma viiva kertoo kyläkohtaisen keskiarvon ja laatikon päätyviivat keskiarvon keskivirheen kolmelta pyyntiyöltä. Ympyrät ovat poikkeavia havaintoja ja tähdet kertovat kylistä, jotka poikkeavat merkitsevästi toisista kylistä.

Taulukko 8: Kylienvälinen vertailu Kruskal-Wallisn varianssianalyysin perusteella ja analyysin merkitsevät erot *Parapoynx fluctuosalis* -lajin tumman värimuodon runsauksille. Huomaa kolmiportainen merkitsevyyden osoittaminen: * = suuntaa antava ($p < 0,1-0,05$), ** = merkitsevä ($p < 0,05-0,01$), *** = erittäin merkitsevä ($p < 0,01$).

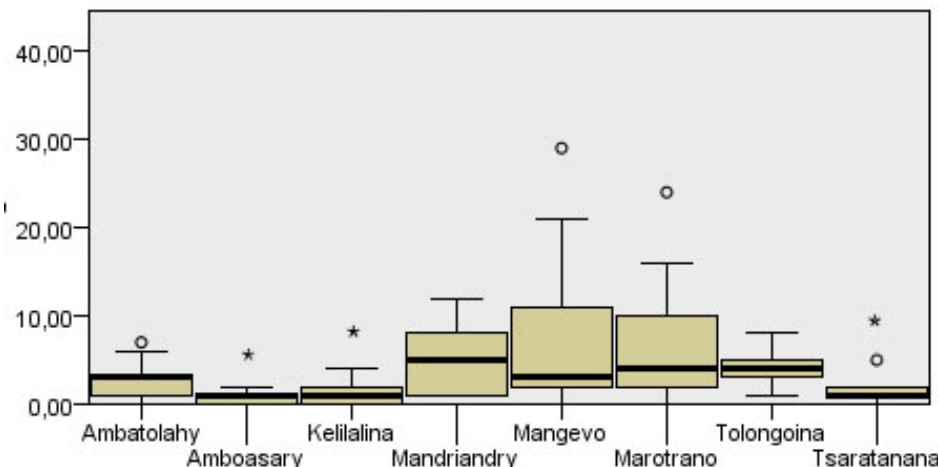
Mandriandry								
Tolongoina								
Marotrano								
Mangevo								
Amboasary				***	**	***	***	
Ambatolahy					**			
Tsaratanana			**					
Kelilalina			***					
	Kel.	Tsar.	Amba.	Ambo.	Mang.	Maro.	Tolo.	Mand.



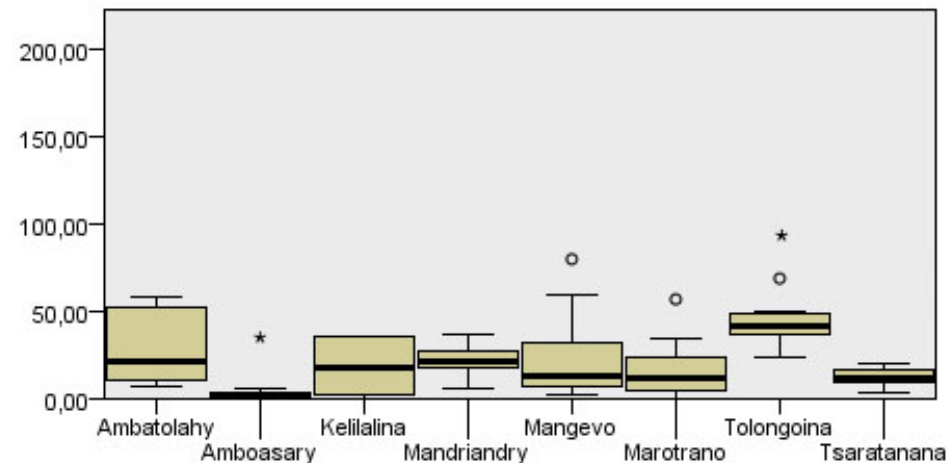
Kuva 16. *Parapoynx fluctuosalis* -lajin raidallisen värimuodon runsauden box plot -kuvaaja. Tumma viiva kertoo kyläkohtaisen keskiarvon ja laatikon päätyviivat keskiarvon keskivirheen kolmelta pyyntiyöltä. Ympyrät ovat poikkeavia havaintoja ja tähdet kertovat kylistä, jotka poikkeavat merkitsevästi toisista kylistä.

Taulukko 9: Kylienvälinen vertailu Kruskal-Wallisn varianssianalyysin perusteella ja analyysin merkitsevät erot *Parapoynx fluctuosalis* -lajin raidallisen värimuodon runsauksille. Huomaa kolmiportainen merkitsevyyden osoittaminen: * = suuntaa antava ($p < 0,1-0,05$), ** = merkitsevä ($p < 0,05-0,01$), *** = erittäin merkitsevä ($p < 0,01$).

Mandriandry								
Tolongoina							**	
Marotrano						***		
Mangevo					***			
Amboasary				***		***	**	
Ambatolahy			***		***			
Tsaratanana		***				***		
Kelilalina			*				***	
	Kel.	Tsar.	Amba.	Ambo.	Mang.	Maro.	Tolo.	Mand.



Kuva 17. *Parapoynx stagnalis* -lajin runsauden box plot -kuvaaja. Tumma viiva kertoo kyläkohtaisen keskiarvon ja laatikon päätyviivat keskiarvon keskivirheen kolmelta pyyntiyöltä. Ympyrät ovat poikkeavia havaintoja ja tähdet kertovat kylistä, jotka poikkeavat merkitsevästi toisista kylistä.



Kuva 18. Kaikkien *Parapoynx* -lajien yhteenlasketun runsauden box plot -kuvaaja. Tumma viiva kertoo kyläkohtaisen keskiarvon ja laatikon päätyviivat keskiarvon keskivirheen kolmelta pyyntiyöltä. Ympyrät ovat poikkeavia havaintoja ja tähdet kertovat kylistä, jotka poikkeavat merkitsevästi toisista kylistä.

Taulukko 10: Kylienvälinen vertailu Kruskal-Wallisn varianssianalyysin perusteella ja analyysin merkitsevät erot *Parapoynx stagnalis* -lajin runsauksille. Huomaa kolmiportainen merkitsevyyden osoittaminen: * = suuntaa antava ($p < 0,1-0,05$), ** = merkitsevä ($p < 0,05-0,01$), *** = erittäin merkitsevä ($p < 0,01$).

Mandriandry								
Tolongoina								
Marotrano								
Mangevo								
Amboasary				***	***	***	***	***
Ambatolahy			**					
Tsaratanana				**	*	**	*	
Kelilalina				**	*	**	*	
	Kel.	Tsar.	Amba.	Ambo.	Mang.	Maro.	Tolo.	Mand.

Taulukko 11: Kylienvälinen vertailu Kruskal-Wallisn varianssianalyysin perusteella ja analyysin merkitsevät erot *Parapoynx*-lajien yhteenlasketuille runsauksille. Huomaa merkitsevyyden portaisuus: * = suuntaa antava ($p < 0,1-0,05$), ** = merkitsevä ($p < 0,05-0,01$), *** = erittäin merkitsevä ($p < 0,01$).

Mandriandry								
Tolongoina								*
Marotrano							***	
Mangevo							**	
Amboasary				***	***	**	***	***
Ambatolahy				***				
Tsaratanana				**			***	
Kelilalina				***			**	
	Kel.	Tsar.	Amba.	Ambo.	Mang.	Maro.	Tolo.	Mand.

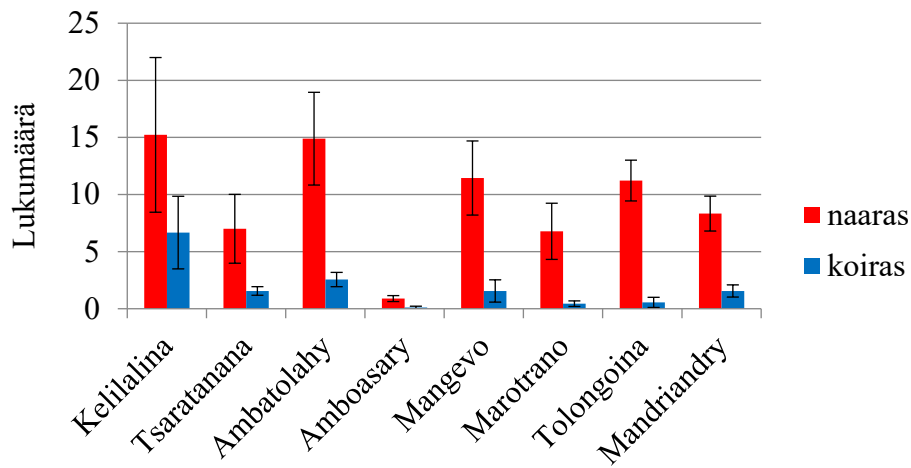
3.3. *Parapoynx*-lajien sukupuolijakaumat

Parapoynx-lajien sukupuolijakaumissa oli havaittavissa selviä eroja: naaraita kertyi pyydyksiin kokonaismäärällisesti koiraita enemmän *Parapoynx fluctuosalis* -lajin kummallakin värimuodolla sekä *P. stagnalis* -lajilla (Taulukko 12). *P. fluctuosalis* -lajin tumman värimuodon naaraita oli kaikista värimuodon yksilöistä taulukon lukuja tarkastelemalla yli viisi kertaa enemmän kuin koiraita. *P. fluctuosalis* -lajin raidallisen värimuodon naaraita oli puolestaan yli kymmenen kertaa enemmän ja *P. stagnalis* -lajilla yli kahdeksan kertaa. Naaraiden suhteellinen osuus kaikista pyydyksien keräämistä perhosyksilöistä oli jokaisella tutkimustaksonilla yli 80 %.

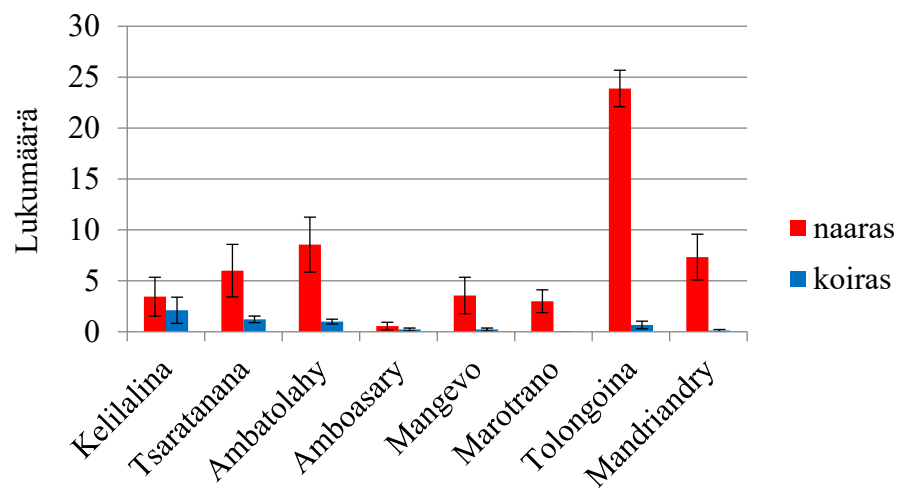
Wilcoxonin varianssianalyysin testitulosten perusteella ero naaraiden ja koiraiden välillä oli tilastollisesti merkitsevä jokaisella tutkimustaksonilla. Naaraita oli merkitsevästi enemmän kuin koiraita niin *Parapoynx fluctuosalis* -lajin tummalla värimuodolla ($p = 0,000$), raidallisella värimuodolla ($p = 0,000$) kuin *P. stagnalis* -lajillakin ($p = 0,000$). Testitulokset kertoivat, että kaikkien kylien kaikki pyydykset keräsivät keskiarvollisesti *P. fluctuosalis* -lajin tumman värimuodon naaraita 9,47, kun taas koirailta luku oli 1,87. *P. fluctuosalis* -lajin raidallisella värimuodolla naaraita kertyi keskiarvollisesti 7,04 ja koiraita 0,69. *P. stagnalis* -lajilla keskiarvoluvut olivat naaraille 4,25 ja koiraille 0,51. Kyläkohtaiset jakaumat naaraiden ja koiraiden määrille on esitelty kuvissa 19-21: *P. fluctuosalis* -lajin tumma värimuoto (Kuva 19), *P. fluctuosalis* -lajin raidallinen värimuoto (Kuva 20) ja *P. stagnalis* (Kuva 21).

Taulukko 12: *Parapoynx*-lajien sukupuolten kokonaisrunsaudet kaikkien kylien yhteenlaskettuina runsauksina sekä taksonikohtaiset suhteelliset osuudet sukupuolten välillä.

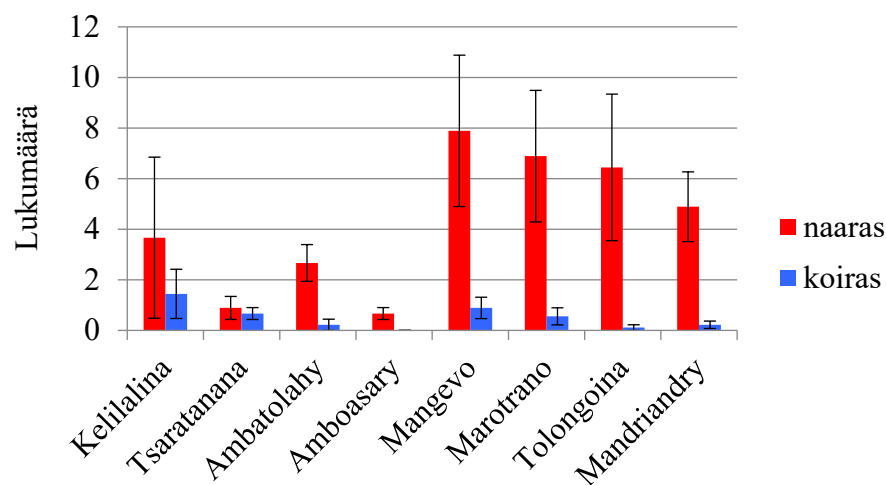
	<i>Parapoynx fluctuosalis</i> , tumma värimuoto		<i>Parapoynx fluctuosalis</i> , raidallinen värimuoto		<i>Parapoynx stagnalis</i>	
Sukupuoli	Naaras	Koiras	Naaras	Koiras	Naaras	Koiras
Lukumäärä	682	135	507	50	306	37
Suhteellinen osuus kaikista yksilöistä	83,5	16,5	91,0	9,0	89,2	10,8



Kuva 19. *Parapoynx fluctuosalis* -lajin tumman värimuodon naaraiden ja koiraiden lukumäärien keskiarvo ja keskiarvon keskivirhe kylittäin.



Kuva 20. *Parapoynx fluctuosalis* -lajin raidallisen värimuodon naaraiden ja koiraiden lukumäärien keskiarvo ja keskiarvon keskivirhe kylittäin.



Kuva 21. *Parapoynx stagnalis* -lajin naaraiden ja koiraiden lukumäärien keskiarvo ja keskiarvon keskivirhe kylittäin.

3.4. Regressioanalyysien tulokset

Tutkin lineaaristen regressioiden avulla aineistoni vaihtelua selittäviä tekijöitä. Käytin vastemuuttujina tutkittavien *Parapoynx*-taksonien runsauksia ja niiden naaraiden suhteellisia runsauksia sekä kaikkien *Parapoynx*-perhosten yhteenlaskettua runsautta. Selittävinä muuttujina käytin pääkomponenttianalyysin avulla tuotettuja maisema- ja sääkomponentteja sekä pyynnin aloitusajan, lopetusajan ja kokonaiskeston keskiarvoja.

3.4.1. Pääkomponenttianalyysin tuottamat muuttujat ja niiden painotukset

Selittävien muuttujien pääkomponenttianalyysi tuotti 21 maisemamuuttujasta yhteensä kuusi maisemakomponenttia (Taulukko 13), joiden kumulatiivinen selitysaste oli yhteensä 90,43 % (Taulukko 14). Komponenttien sisältämien muuttujien korrelaatiomatriisissa huomioin vain arvot, joiden lukemat olivat yli 0,3 tai puolestaan alle -0,3, jotta komponenttien rakennetta oli mielekästä tulkita.

Maisemakomponentti 1 itsessään selitti muuttujien vaihtelusta 30,33 %. Se oli latautunut vahvimmin korkeusmuuttujilla, jyrkkyysmuuttujilla sekä jokaisella säteellä mitatuilla metsämuuttujien arvoilla. Kaikkien näiden latauksien arvot korreloivat komponentissa vahvan positiivisesti. Lisäksi komponentti sisälsi negatiivisia latauksia riisipeltoihin 200 m säteellä pyydyspaikasta sekä muihin peltoihin ja heinikkoon 100 m ja 200 m säteellä pyydyspaikasta.

Maisemakomponentti 2 piti sisällään vahvimmat lataukset sekä riisipeltojen että muiden peltojen ja heinikon yhdistetyille muuttujille eri säteillä. Komponentissa riisipellot saivat vahvan negatiivisen korrelaation, kun taas muut peltotyypit ja heinikko vahvan positiivisen korrelaation. Lisäksi komponentti sisälsi positiivisen korrelaation puuviljelmiin 50 ja 200 m säteellä pyydyspaikasta.

Maisemakomponentti 3 rakentui selvimmin puuviljelmämuuttujien vahvoista negatiivisista latauksista jokaisella mitatulla säteellä. Maisemakomponentti 4 oli sidoksissa veden määrään 50 ja 100 m päässä pyydyspaikasta: niille muuttujille komponentti antoi vahvat positiiviset korrelaatiot. Maisemakomponentti 5 ilmensi positiivista korrelaatioita kaltevuuden keskiarvoon ja keskihajontaan sekä puuviljelmiin 200 m säteellä pyydyspaikasta. Maisemakomponentti 6 oli vahvimmin painottunut positiivisesti veden määrällä 200 m säteellä pyydyspaikasta.

Taulukko 13: Kuuden maisemakomponentin korrelaatiomatriisi, johon merkattu vain yli 0,3 tai alle -0,3 latautuneet muuttujien korrelaatiokertoimien arvot.

	Komponentti					
	1	2	3	4	5	6
Korkeus	0,874					
Korkeus, ka. 100 m	0,881					
Korkeus, sd. 100 m	0,688	0,465			0,402	
Jyrkkyys	0,486		0,600			0,478
Jyrkkyys, ka. 100 m	0,710	0,468			0,444	
Jyrkkyys, sd. 100 m	0,453	0,385			0,581	-0,332
Metsä 50	0,793			-0,364		
Puuviljelmät 50	-0,393	0,304	-0,639			
Vesi 50	0,341			0,823		
Riisipello 50		-0,945				
Heinikko ja muu pelto 50		0,890				
Metsä 100	0,858					
Puuviljelmät 100			-0,830			
Vesi 100			0,314	0,812		
Riisipello 100		-0,948				
Heinikko ja muu pelto 100	-0,353	0,825	0,330			
Metsä 200	0,884		-0,348			
Puuviljelmät 200		0,351	-0,425	0,524	0,464	
Vesi 200			0,418			0,697
Riisipello 200	-0,350	-0,850				
Heinikko ja muu pelto 200	-0,696	0,498	0,378			

Taulukko 14: Maisemamuuttujien pääkomponenttianalyysin kuuden komponentin kokonaisvaihtelu.

	Ominaisarvot		
Komponentti	Summa	% vaihtelusta	Kumulatiivinen %
1	6,370	30,33	30,33
2	5,248	24,99	55,32
3	2,625	12,50	67,82
4	2,288	10,90	78,72
5	1,363	6,49	85,21
6	1,097	5,22	90,43

Kahdestatoista aineistoa selittävästä säämuuttujasta pääkomponenttianalyysi loi kolme sääkomponenttia (Taulukko 15), joiden kumulatiivinen selitysaste oli 87,33 % (Taulukko 16). Samoin kuin maisemakomponenteissa, huomioin sääkomponenttien korrelaatiolukemista ainoastaan arvot, jotka olivat yli 0,3 tai alle -0,3.

Sääkomponentti 1 selitti muuttujien vaihtelusta itsessään 61,52 %, eli se oli erittäin vahva muihin komponentteihin verrattuna. Sääkomponentti 1 piti sisällään vahvat, positiiviset lataukset lämpötilamuuttujiin sekä kastepistemuuttujiin ja negatiiviset korrelaatiot kosteusmuuttujiin. Komponenttia tulkitsemalla se siis kuvastaa tilannetta, jossa sää on lämmin ja kuiva. Tämä on loogista sillä, maanpinnan tasolla ilman lämpötilan ja kastepisteen ollessa korkea, suhteellinen ilmankosteus on alhainen ja tällöin ilma on kuivaa, sillä vesihöyryä on usein lämpimässä ilmassa vähemmän (Wallace & Hobbs 2006). Lisäksi mitä suurempi ero ilman lämpötilan ja kastepisteen välillä on, sitä kuivempaa ilmakein on (Wallace & Hobbs 2006). Tämä puolestaan näkyy komponentissa siinä, että lämpötila- ja kastepistemuuttujien arvojen välillä on eroa – ne eivät ole täysin saman suhteessa.

Sääkomponentti 2 puolestaan ilmensi pyyntiön pilvisyyttä, sillä kaikki pilvisyysmuuttujat saivat vahvan positiivisen korrelaation komponentissa. Sääkomponentti 3 oli vahvimmin positiivisesti sidoksissa suhteellista kosteutta ilmentäneihin muuttujiin sekä negatiivisesti latautunut pyynnin aloitusajankohdan keskiarvoisella pilvisyydellä.

Taulukko 15: Kolmen ensimmäisen sääolosuhdekomponentin korrelaatiomatriisi, johon merkattu vain yli 0,3 tai alle -0,3 latautuneet muuttujien korrelaatiokertoimien arvot.

	Komponentti		
	1	2	3
Pilvisyys alussa		0,644	-0,420
Pilvisyys lopussa		0,823	
Pilvisyys ka.		0,954	
Lämpötila ka.	0,990		
Lämpötila maks.	0,931		
Lämpötila min.	0,952		
Kosteus ka.	-0,863		0,407
Kosteus maks.	-0,699		0,613
Kosteus min.	-0,840		
Kastepiste ka.	0,938		
Kastepiste maks.	0,860		0,337
Kastepiste min.	0,929		

Taulukko 16: Sääolosuhdemuuttujien pääkomponenttianalyysin kolmen ensimmäisen komponentin kokonaisvaihtelu.

Komponentti	Ominaisarvot		
	Summa	% vaihtelusta	Kumulatiivinen %
1	7,382	61,516	61,52
2	2,079	17,327	78,84
3	1,018	8,487	87,33

3.4.2. *Parapoynx*-lajien runsauksien syyt vaihtelivat

Tutkittavien lajien runsauden vaihtelu selittyi lajista riippuen pyyntiajasta, sääolosuhteista ja maisemarakenteesta. *Parapoynx fluctuosalis* -lajin raidallisen värimuodon runsauteen vaikutti positiivisesti sääkomponentti 1, joka sisälsi lämpötilan ja kastepisteen yhteisen positiivisen korrelaation ja suhteellisen kosteuden negatiivisen korrelaation. Sääkomponentti 1:n vaikutuksesta *P. fluctuosali*ksen raidallista värimuotoa oli siis pyydyksissä sitä runsaammin mitä lämpimämpi ja kuivempi pyyntiyö oli. Lisäksi maisemakomponentti 2 vaikutti raidallisen värimuodon runsauteen negatiivisesti. Komponentin sisältäessä negatiivisen korrelaation riisipeltojen määrän suhteen voidaan tulos tulkita niin, että riisipeltojen runsaus lisäsi raidallisen värimuodon määriä. Tämä kahden muuttujan mallin selitysaste oli 26,8 % (Taulukko 17).

Taulukko 17: *Parapoynx fluctuosalis* -lajin raidallisen värimuodon runsautta parhaiten selittävä kahden muuttujan malli.

	Regressiokerroin	t-arvo	Merkitsevyys
Vakio	7,574	7,415	0,000
Sää 1 (+ korrelaatio lämmin ja kuiva ilma)	0,358	3,254	0,002
Maisema 2 (- riisipelto, + heinikko/muut pellot)	-0,351	-3,191	0,002

R^2 korjattu selitysaste: 0,268. N = 63.

P. fluctuosalis -lajin tumman värimuodon runsautta puolestaan selitti negatiivinen suhde pyynnin lopetusajan keskiarvoon eli värimuotoa oli runsaammin pyydyksissä, joiden pyynti lopetettiin aikaisin (Taulukko 18). Myös veden läheisyydellä pyydyspaikan suhteen oli positiivinen vaikutus tumman värimuodon runsauteen, mutta se ei ollut merkitsevä. Merkitsevästi vaikuttanut pyynnin lopetusajan ja tumman värimuodon runsauden välisen mallin selitysaste oli 4,9 %.

Taulukko 18: *Parapoynx fluctuosalis* -lajin tumman värimuodon runsautta parhaiten selittävä yhden muuttujan malli. *-merkityn muuttujan merkitsevyys suuntaa antava.

	Regressiokerroin	t-arvo	Merkitsevyys
Vakio	91,379	2,303	0,025
Pyynnin lopetusajan ka.	-0,255	-2,056	0,044
Maisema 4 (+ korrelaatio vesi)	0,229	1,883	*0,064

R² korjattu selitysaste kahden merkitsevästi vaikuttavan muuttujan mallille: 0,049. N = 63.

Toisin kuin *Parapoynx fluctuosalis* -lajin värimuodoilla *P. stagnalix*en runsautta selitti pyynnin lopetusajankohdan sijaan pyynnin aloitusaika (Taulukko 19). Mallia tulkitsemalla laji oli pyydyksessä sitä runsaampi mitä aiemmin pyynti aloitettiin, sillä korrelaatio pyyntiajan aloituksen keskiarvoon oli negatiivinen. Tähän yhteen muuttujaan perustava malli sai selitysasteekseen 5,5 %.

Taulukko 19: *Parapoynx stagnalis* -lajin runsautta parhaiten selittävä yhden muuttujan malli.

	Regressiokerroin	t-arvo	Merkitsevyys
Vakio	59,173	2,333	0,023
Pyynnin aloitusajan ka.	-0,265	-2,149	0,036

R² korjattu selitysaste: 0,055. N = 63.

Kaikkien kolmen *Parapoynx*-taksonin yhdistettyyn runsauteen vaikutti vahvimmin positiivisesti sääkomponentti 1 eli lämmin ja kuiva ilma (Taulukko 20). Tämä yhden muuttujan mallin selitysaste oli 11,8 %. Sääkomponentti 1 lisäksi veden määrällä ympäristössä ja pyynnin lopetusajalla oli suuntaa antavia vaikutuksia. Veden läheisyys pyyntipaikalla saattoi lisätä tutkimuskohteiden määriä samoin kuin aikaisin lopetettu pyynti.

Taulukko 20: Kaikkien *Parapoynx*-taksonien runsautta parhaiten selittävä yhden muuttujan malli. *-merkittyjen muuttujien merkitsevyys suuntaa antava.

	Regressiokerroin	t-arvo	Merkitsevyys
Vakio	22,603	9,361	0,000
Sää 1 (+ korrelaatio lämmin ja kuiva ilma)	0,344	2,861	0,006
Maisema 4 (+ vesi)	0,209	1,729	*0,089
Pyynnin lopetusajan ka.	-0,224	-1,720	*0,091

R² korjattu selitysaste yhden merkitsevästi vaikuttavan muuttujan mallille: 0,118. N = 63.

3.4.3. Tutkimuslajien sukupuolet käyttäytyivät pyynnin suhteen eri tavoin

Parapoynx fluctuosalis -lajin tumman värimuodon naaraita oli pyydyksissä sitä enemmän mitä vähemmän kello oli valoja sammuttaessa. Tämä yhden merkitsevästi selittävän muuttujan mallin selitysaste oli 6,2 % (Taulukko 21). Pynnin lopetusajan lisäksi puuviljelmien läheisyys näytti lisäävän naaraiden suhteellista osuutta samalla, kun veden määrä pyydyspaikan ympäristössä vähensi naaraiden osuutta. Nämä vaikutukset eivät kuitenkaan olleet tilastollisesti merkitseviä.

Taulukko 21: *Parapoynx fluctuosalis* -lajin tumman värimuodon naaraiden suhteellista osuutta parhaiten selittävä yhden muuttujan malli. *-merkittyjen muuttujien merkitsevyys suuntaa antava.

	Regressiokerroin	t-arvo	Merkitsevyys
Vakio	296,062	95,686	0,003
Pyynnin lopetusajan ka.	-0,279	-2,197	0,032
Maisema 3 (- korrelaatio puuviljelmät)	-0,226	-1,794	*0,078
Maisema 4 (+ vesi)	-0,236	-1,897	*0,063

R² korjattu selitysaste: 0,062. N = 58.

*P. fluctuosali*ksen raidallisen värimuodon naaraiden suhteellinen osuus puolestaan selittyi kolmen muuttujan mallilla, jonka selitysaste oli 31,9 % (Taulukko 22). Malli korreloi positiivisesti sääkomponentti 1:n eli lämpimän ja kuivan ilman suhteen, negatiivisesti pyynnin lopettamisajankohdan osalta ja positiivisesti maisemakomponentti 2 kanssa. Mallia tulkitsemalla naaraita siis päätyi pyydyksiin koiraita enemmän, kun pyyntiyö oli lämmin ja kuiva. Mitä aiemmin pyyntiaika loppui, sitä enemmän pyydyksissä oli naaraita suhteessa koiraisiin. Naaraiden osuus oli myös suurempi, kun yleinen peltojen ja avoimen ympäristön osuus pyydyspaikan ympärillä oli suuri.

Taulukko 22: *Parapoynx fluctuosalis* -lajin raidallisen värimuodon naaraiden suhteellista osuutta parhaiten selittävä kolmen muuttujan malli.

	Regressiokerroin	t-arvo	Merkitsevyys
Vakio	121,23	6,710	0,000
Sää 1 (+ korrelaatio lämmin ja kuiva ilma)	0,416	3,182	0,003
Pyynnin lopetusajan ka.	-0,351	-2,662	0,011
Maisema 2 (- riisipelto, + heinikko/muut pellot)	0,263	2,087	0,042

R² korjattu selitysaste: 0,319. N = 51.

Parapoynx stagnalis -lajin naaraita oli pyydyksissä suhteellisesti enemmän, kun pyynti oli aloitettu aikaisin. Tästä kertoi malli, jossa pyynnin aloitusajankohta korreloi negatiivisesti ja jonka selitysaste oli 8 % (Taulukko 23). Pynnin aikaisen aloituksen lisäksi maisemakomponentti 1 antoi viitteitä vaikutuksesta naaraiden suhteellisen osuuden kasvamiseen, mutta sen vaikutus ei kuitenkaan ollut täysin merkitsevä. Sen mukaan naaraita olisi ollut enemmän alueilla, joilla metsää oli ympäristössä enemmän ja jotka sijaitsivat korkealla.

Taulukko 23: *Parapoynx stagnalis* -lajin naaraiden suhteellista osuutta parhaiten selittävä yhden muuttujan malli. *-merkityn muuttujan merkitsevyys suuntaa antava.

	Regressiokerroin	t-arvo	Merkitsevyys
Vakio	383,750	3,010	0,004
Pyynnin aloitusajan ka.	-0,314	-2,336	0,024
Maisema 1(+ korrelaatio korkeus ja metsät)	0,252	1,925	*0,060

R² korjattu selitysaste merkitsevästi vaikuttavan muuttujan mallille: 0,080. N = 52.

Kaikkien *Parapoynx*-taksonien naaraiden suhteellista runsautta selitti regressioanalyysin perusteella malli, jossa oli kaksi muuttujaa (Taulukko 24): pyynnin lopetusajankohta sekä pilvisyys. Pynnin lopetusajankohta korreloi naaraisiin negatiivisesti, eli mitä vähemmän kello oli pyynnin loppuessa, sitä enemmän naaraita löytyi pyydyksistä. Pilvisyys puolestaan korreloi positiivisesti, eli pilvisellä säällä naaraita päätyi pyydyksiin enemmän kuin koiraita. Näiden kahden merkitsevästi vaikuttavan muuttujan mallin selitysaste oli 22,0 %. Lisäksi veden runsaus 200 m säteellä pyyntipaikasta korreloi suuntaa antavan positiivisesti naaraiden suhteellisen osuuteen. Naaraita oli siis pyydyksissä enemmän, kun maisemassa oli enemmän vettä ja koiraiden osalta tilanne oli päinvastoin.

Taulukko 24: Kaikkien kolmen *Parapoynx*-taksonin naaraiden suhteellista osuutta parhaiten selittävä kahden muuttujan malli. *-merkityn muuttujan merkitsevyys suuntaa antava.

	Regressiokerroin	t-arvo	Merkitsevyys
Vakio	272,458	5,391	0,000
Pyynnin lopetusajan ka.	-0,420	-3,645	0,001
Sää 2 (+ korrelaatio pilvisyys)	0,245	2,125	0,038
Maisema 6 (+ korrelaatio vesi 200 m)	0,195	1,690	*0,096

R² korjattu selitysaste kahden merkitsevästi vaikuttavan muuttujan mallille: 0,220, N = 60.

3.5. Lajimäärittysten varmistaminen

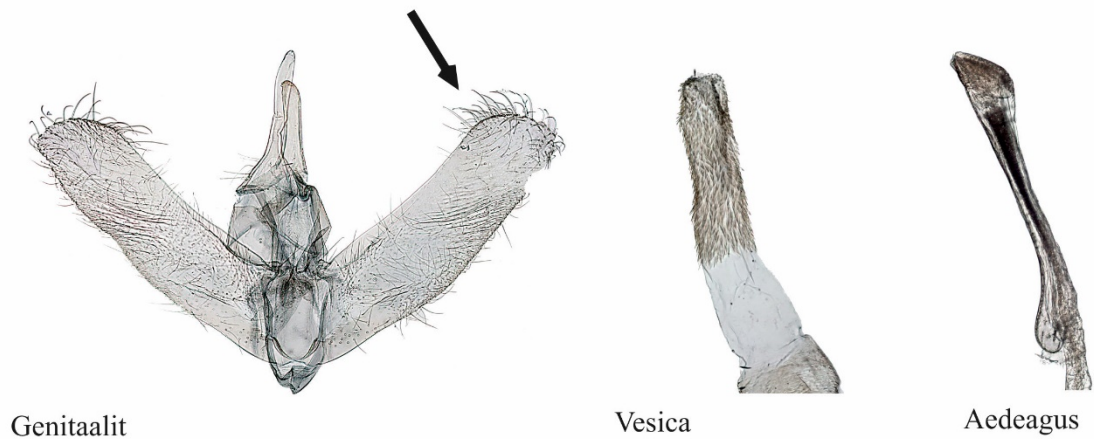
Perhosten siipikuvioiden, lisääntymiselinten ja DNA:n avulla tehdyt lajimäärittäykset tukivat toisiaan. *Parapoynx stagnalis* -lajin genitaalipreparaatit täsmäsivät kirjallisuudesta löytyviin piirroskuviin (Agassiz 2012) ja lajin DNA-viivakoodi oli sama kuin BOLD-tietokannassa (<http://www.boldsystems.org/>). *Parapoynx fluctuosalis* -lajin suhteen lajivarmistus oli kuitenkin epäselvempi, vaikkakin paikkansa pitävä – toisen värimuodon suhteen.

3.5.1. *Parapoynx fluctuosalis* -lajin värimuotojen lisääntymiselimet

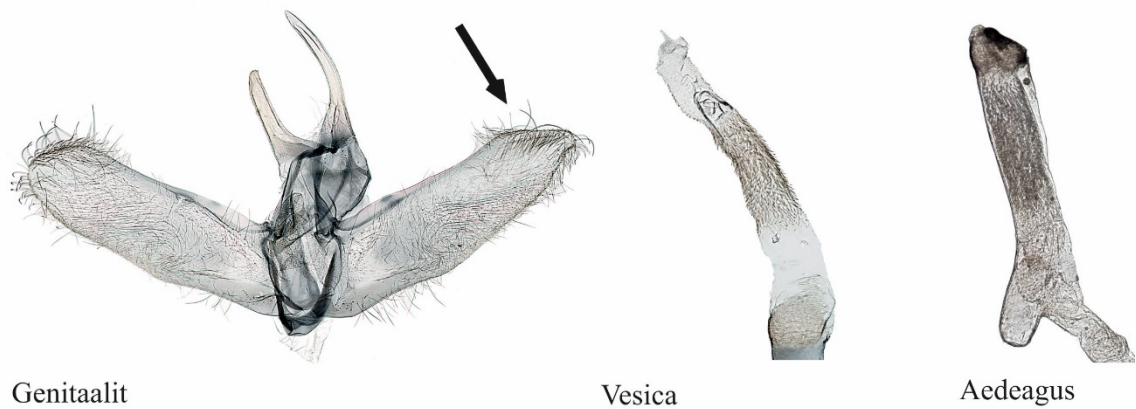
Parapoynx fluctuosalis -lajin raidallinen värimuoto oli lisääntymiselimiltään, kuten kirjallisuuden piirroskuvassa (Agassiz 2012). Lajin värimuotojen välillä oli kuitenkin havaittavissa eroja lisääntymiselimissä, eivätkä tumman värimuodon lisääntymiselimet vastanneet täysin kirjallisuuden kuvauksia (Agassiz 2012). Koiraiden kohdalla alustavat erot olivat pieniä ja kvantitatiivisia, sillä kummastakin värimuodosta tutkittiin vain yksi yksilö. Tummallalla värimuodolla valvan pää oli tylppä, kun raidallisella värimuodolla se oli pyöreämpi (Kuva 22). Koiraiden vesicoissa eikä aedeaguksissa ollut näkyviä eroja.

Naaraiden osalta värimuodot erosivat lisääntymiselimien suhteen selkeämmin, mutta samoin kuin koiraiden kohdalla, myös naaraista tutkittiin vain yksi yksilö per värimuoto (Kuva 23). Tumman värimuodon corpus bursaen posterioriosa oli suora ja raidallisella värimuodolla vastaava osa teki S-kirjaimen muotoisen mutkan. *P. fluctuosalis* -lajin kohdalta lisääntymiselinten vertailu kirjallisuuteen oli erityisesti naaraan kohdalta ongelmallista, koska naaraan lisääntymiselimistä ei ole kirjallisuudessa julkaistua kuvaa, lukuun ottamatta käsin piirrettyä viivapiirrosta, jossa näkyy vain corpus bursaen kärki (Agassiz 2012).

Parapoynx fluctuosalis, tumma värimuoto

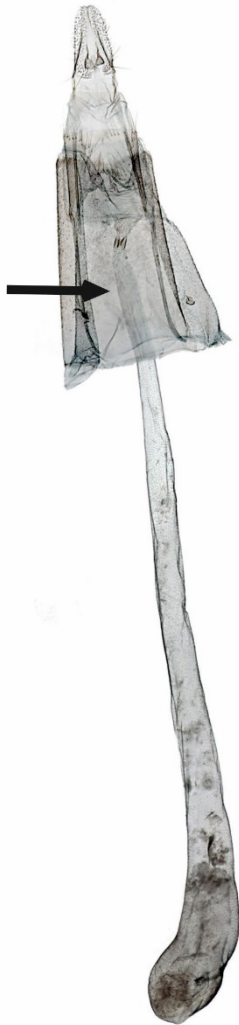


Parapoynx fluctuosalis, raidallinen



Kuva 22. *Parapoynx fluctuosalis* -lajin tumman ja raidallisen värimuodon koiraiden lisääntymiselimet. Nuolet osoittavat kohtaa, jossa värimuodot mahdollisesti eroavat koiraiden lisääntymiselinten osalta: genitaalien toisen valvan pää on raidallisella värimuodolla tylpempi kuin tummalla värimuodolla. Kuvat eivät ole mittakaavassa toisiinsa. Kuvat © Pasi Sihvonen, kuvien käsittely Jani Järvi.

Parapoynx fluctuosalis,
tumma värimuoto



Corpus bursae

Parapoynx fluctuosalis,
raidallinen värimuoto



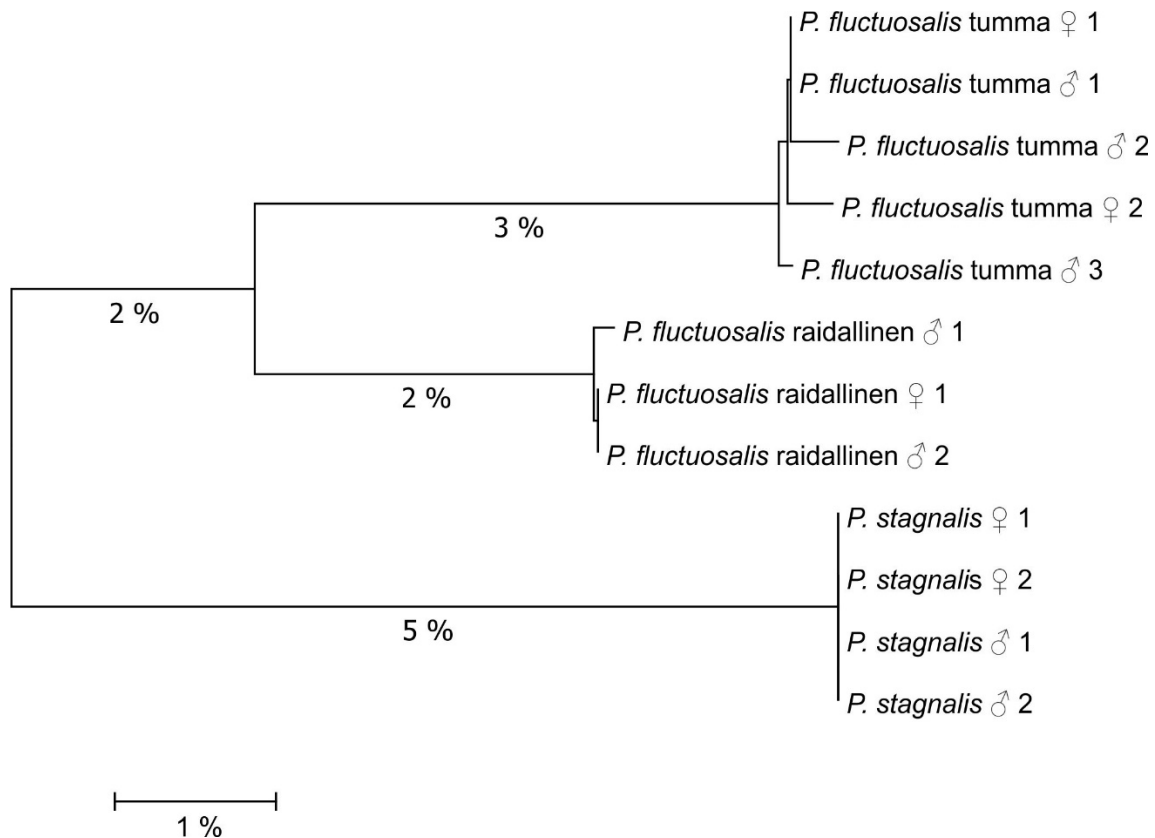
Corpus bursae

Kuva 23. *Parapoynx fluctuosalis* -lajin tumman ja raidallisen värimuodon naaraiden lisääntymiselimet. Nuolet osoittavat kohtaa, jossa värimuodot eroavat naaraiden lisääntymiselinten osalta: tummalla naaraalla corpus bursaen posterioriosa on suora ja raidallisella värimuodolla vastaava osa tekee S-kirjaimen muotoisen mutkan. Kuvat eivät ole mittakaavassa toisiinsa. Kuvat © Pasi Sihvonen, kuvien käsittely Jani Järvi.

3.5.2. *Parapoynx fluctuosalis* -lajin värimuotojen DNA-viivakoodit

Parapoynx fluctuosalis -lajin eri värimuodoilla oli lisääntymiselinten lisäksi eroja DNA:ssa. BOLD-tietokannan (<http://www.boldsystems.org/>) COI-sekvenssien perusteella *Parapoynx fluctuosalis* -lajin raidallinen värimuoto vastasi tunnettuja DNA-viivakoodeja, jotka oli tuotettu Keniasta ja Etelä-Afrikasta kerätyistä yksilöistä. Tumman värimuodon DNA puolestaan puuttui tietokannasta.

DNA-viivakoodista luotiin värimuotojen evolutiivista etäisyyttä määrittävä neighbour joining -puu, jossa myös *Parapoynx stagnalis* -lajin COI-sekvenssit olivat mukana (Kumar, Stecher & Tamura 2016) (Kuva 23). Puusta oli nähtävillä, että *P. fluctuosalis* -lajin eri värimuotojen välillä oli selviä eroja DNA:ssa: tumma värimuoto erosi raidallisesta sekvenssinsä osalta 5 %. Tällaisessa puussa haarojen prosenttiosuudet lasketaan eri ryhmien osalta yhteen, jolloin saadaan selville ryhmien välinen prosentuaalinen ero DNA:sta (Kumar, Stecher & Tamura 2016).



Kuva 23. DNA-viivakoodien sekvensseistä luotu neighbour joining -puu *Parapoynx fluctuosalis* -lajin eri värimuodoille. Analyysissä mukana myös *P. stagnalis* -näytteiden COI-aineisto. Puu osoittaa selvästi, miten tumman värimuodon yksilöt ryhmittyvät COI-geenialueen perusteella erilleen raidallisen värimuodon yksilöistä. *P. stagnalis* -yksilöt muodostavat myös oman ryhmänsä, joka eroaa *P. fluctuosalis* -lajin värimuodoista selkeästi. *P. fluctuosalis* -lajin tumman värimuodon viivakoodattuja yksilöitä oli yhteensä viisi: kolme koirasta ja kaksi naarasta. *P. fluctuosalis* -lajista oli kolme viivakoodattua yksilöä: kaksi koirasta ja yksi naaras. *P. stagnalis* -lajista viivakoodattuja oli neljä yksilöä: kaksi koirasta ja kaksi naarasta. Yksilöiden sukupuolet on merkitty symbolein: ♀ edustaa naarasta ja ♂ koirasta.

4. Tulosten tarkastelu

Aikaisemmat tutkimukset riisipeltojen tuholaisperhosista Madagaskarilla ovat keskittyneet yksittäisten lajien esiintyvyyteen (Appert 1967; Appert 1969; Appert 1970; Breniere 1969; Bianchi ym. 1989) ja vain ainoastaan yksi laaja-alaisesti peltojen tuhohyönteisiä kartoittanut tutkimus on julkaistu ennen tätä tutkimusta (Rafaraso ym. 2015). Tämän pro gradu -tutkielman tulokset osoittivat ensimmäistä kertaa, että *Parapoynx*-suvun lajit olivat oletusten mukaisesti runsaimpia tutkimusalueen vetisillä riisipelloilla. Tutkimuslajien sukupuolet eivät kuitenkaan käyttäytyneet ennusteiden mukaisesti (Malicky 1974, Altermatt, Baumeyer & Ebert 2009): naaraat olivat tavanomaisesta poiketen merkittävästi runsaampia kuin koiraat. Tutkimuslajien runsaus selittyi yleisten sääntöjen mukaan, sillä sääolosuhteilla oli tämänkin tutkimuksen mukaan vahva vaikutus perhosten runsauksiin ja ne peittosivat allensa mahdolliset maisematekijöiden vaikutukset (Yela & Holyoak 1997). Tutkimuslajien määritysten varmistaminen osoitti vielä mielenkiintoisen havainnon, jonka perusteella lajimäärityksiä joudutaan tulosten valossa todennäköisesti uudistamaan: toisen tutkimuskohteen, *Parapoynx fluctuosalis* -lajin eri värimuodot näyttävät nimittäin olevan eri lajeja – toisin kuin hiljattain on määritelty (Agassiz 2012).

4.1. Runsaimmat riisipeltojen perhoset *Parapoynx*-suvun lajeja

Parapoynx-suvun lajit *Parapoynx fluctuosalis* ja *Parapoynx stagnalis* olivat tämän tutkimuksen perusteella Kaakkois-Madagaskarin riisipeltojen yleisimpiä lajeja. Näiden kahden lajin yksilöitä oli kaikista pelloilta kerätyistä perhosista kokonaisvaltaisesti eniten. Vain kahdessa kylässä kahdeksasta muut perhoset olivat yksilömäärällisesti runsaampia, mutta niissäkin *Parapoynx*-lajien suhteellinen osuus oli lähes 40 % tai sen yli.

Se, että *Parapoynx*-lajit olivat runsaimpia, ei ollut yllättävää. Tutkimuksessa kerättiin perhosia pengerretyiltä, vetisiltä riisipelloilta, joilla näiden lajien on todettu olevan hyvin yleisiä (Reissig ym. 1986; Pathak & Khan 1994; Heinrichs & Barrion 2004). Tämä johtuu lajien biologiasta, sillä niiden toukat ovat perhosille epätyypilliseen tapaan akvaattisia (Reissig ym. 1986; Pathak & Khan 1994; Heinrichs & Barrion 2004): ne hengittävät veden alla trakeaalikidustensa (engl. tracheal gills) avulla.

Kumpaakin lajia kutsutaan ”lehdenkiertäjäksi” (engl. leaf-roller) tai ”kotelotoukaksi” (engl. caseworm), sillä toukat leikkaavat ravintokasvinsa lehdistä palasia, jotka ne kääntävät silkkinsä avulla putkeksi, jonka sisään ne piiloutuvat. Lehdistä kierretyn rullan turvin ne liikkuvat ravintokasvia pitkin ja käyttävät ravinnokseen sen lehtien ja varren pintasolukkoa. *P. stagnalis* -lajin toukkien tiedetään nousevan suojuksensa turvin myös veden pinnan yläpuolelle, sillä ne varastoivat lehtikoteloihin vettä hengittämistä varten (Shepard, Barrion & Litsinger 1995; Heinrichs & Barrion 2004).

Parapoinx stagnalis -laji on näistä kahdesta tutkimuslajista tunnettu, satotappioita aiheuttava riisin tuhohyönteinen, mistä syystä lajin löytyminen tutkimusalueen riisipelloilta on merkittävä löytö (Reissig ym. 1986; Pathak & Khan 1994; Khan 2000; Heinrichs & Barrion 2004). Laji oli tutkimuslajeista kuitenkin vähälukuisin ja sen kerrotaankin luontaisesti esiintyvän suhteellisen pienissä määrissä (Pathak & Khan 1994). Vaikka laji olisi vähäinen, sen kerrotaan voivan aiheuttaa silti merkittäviä tuhoja erityisesti nuorissa riisintaimissa (Pathak & Khan 1994).

Tutkimuksen tilastollisesti merkitsevästi runsain laji oli *Parapoinx fluctuosalis* ja erityisesti sen tumma värimuoto. Agassiz (2012) mainitseekin, että erityisesti, gradussa tummaksi kutsuttu, lajin *circealis*-värimuoto on tunnetusti runsaampi juuri Madagaskarilla ja eteläisessä Afrikassa kuin muualla Afrikassa. Näin ollen tutkimustulokset olivat aiempien havaintojen mukaisia. *P. stagnalis* -laji jäi tutkimustaksonien runsaustarkastelussa vasta sijalle kolme, sillä toiseksi runsain oli *P. fluctuosalis* -lajin raidallinen värimuoto. *P. fluctuosalis* -lajin runsaus riisipelloilla on sikäli mielenkiintoista, että sen tarkkaa statusta riisin tuholaisena ei tunneta. Tutkimukset, joissa lajin on kuvattu syövän riisiä (Khan 2000; Landry & Roque-Albelo 2006; Agassiz 2012; Saini ym. 2017) tai joissa sen on kuvattu syövän pääasiassa muita ravintokasveja (Chantaraprapha & Litsinger 1986; Reissig ym. 1986; Shepard, Barrion & Litsinger 1995), eivät mainitse kumman värimuodon riisinsyönnistä on kyse. Lajille on myös luokiteltu kaksi eri alalajia, aasialainen sekä Afrikassa, Euroopassa ja Etelä- sekä Pohjois-Amerikassa esiintyvä (Speidel & Mey 1999), eivätkä tutkimukset erottele sitä, kumman alalajin havaitusta tai havaitsemattomasta riisinsyönnistä on ollut kyse. On oletettavaa, että kirjallisuus puhuu aasialaisesta alalajista, sillä viitteet ovat Aasiassa tehtyjä tutkimuksia ja Aasian riisipeltojen tuholaisiin liittyviä (Chantaraprapha & Litsinger 1986; Reissig ym. 1986; Shepard, Barrion & Litsinger 1995; Khan 2000). Lajin eri värimuotojen ravinnonkäyttöä olisikin mielenkiintoista tutkia Madagaskarilla, sillä runsaana esiintyessään se voi olla potentiaalinen riisin tuhohyönteinen, mikäli se käyttää

riisiä ravinnokseen. *P. fluctuosalis* -lajin sanotaan yleisesti syövän esimerkiksi vesiruttoa (*Hydrilla* sp.), lumpeita (*Nymphaea* sp.) ja heiniä (Poaceae), mutta omien havaintojeni perusteella ainakaan vesiruttoa ei näkynyt kasvavan riisipeltojen vedessä. Lumpeitakaan ei kasvanut kuin Kelilalinassa ja Ambatolahyssä muutamassa lammikossa, mutta nekin sijaitsivat satojen metrien päässä pyydyspaikoista.

Tämän tutkielman lajirunsausten vertailu Koillis-Madagaskarilla aiemmin tehtyyn riisipeltojen lajistoa kartoittavaan tutkimukseen viittaa siihen, että yöperhosista *Parapoynx*-lajit olisivat runsaampia Kaakkois- kuin Koillis-Madagaskarin riisipelloilla (Rafaraso ym. 2015). Koillis-Madagaskarilla tehdyn tutkimuksen mukaan vetisten riisipeltojen runsain yöperhonen oli nimittäin *Maliarpha separatella* (Pylalidae) – tunnettu ja merkittävä riisituholainen (Heinrichs & Barrion 2004; Rafaraso ym. 2015). *Parapoynx fluctuosalis* -laji oli toiseksi runsain ja *P. stagnalis* -lajia havaittiin riisipelloilta vain kaksi yksilöä. *P. fluctuosalis* -lajin yhteydessä ei oltu valitettavasti mainittu sitä, kumpaa värimuotoa yksilöt edustivat, joten värimuotojen runsauseroista Koillis- ja Kaakkois-Madagaskarin välillä ei voida vetää johtopäätöksiä (Rafaraso ym. 2015). On myös poikkeuksellista, että tutkimuksessa löydetty riisin tuholaishajit oli mainittu kuivien riisipeltojen (ransk. riz pluvial) yhteydessä, ja vetisiltä riisipelloilta (ransk. riz irrigué) oli löytynyt koko tutkimuksessa vain kaksi perhosta, joista kumpikaan ei ollut tunnettu tuholaishajit (Rafaraso ym. 2015). Tämän tutkielman ja Rafarasoan ym. (2015) tulosten eroa selittänevät erot aineiston keruussa. Tässä tutkielmassa riisipeltojen lajistoa kartoitettiin sadekaudella, jolloin tuholaishajit ovat tutkitusti runsaimmillaan (Pathak & Khan 1994; Heinrichs & Barrion 2004), intensiivisen ja suhteellisen yhtäjaksoisen pyyntijakson aikana yhteensä 24 päivän ajan. Rafaraso ym. (2015) kertovat pyytäneensä hyönteisiä tutkimusalueellaan vuosien 2007 ja 2009 välillä vain joka kolmas kuukausi kerran viikossa riisinviljelyaikoina. Tutkimus ei kuitenkaan valitettavasti kerro tarkempia pyyntikuukausia tai esimerkiksi tutkimuksessa käytettyjen valopyydysten ominaisuuksia.

4.2. Tutkimuksen muu hyönteisaineisto – mahdollisuus jatkoselvityksiin

Valopyydyskset tuottivat tutkielmaa varten erittäin runsaasti niveljalkaisainestoa, jota ei kaikkea ehditty käsitellä tämän tutkielman puitteissa. *Parapoynx*-lajit määräytyivät kohderyhmänä toimineista perhosista tutkielman pääkohteeksi niiden selkeän runsauden vuoksi, mutta aineistossa oli kirjallisuuden määrityskuvien perusteella havaittavissa

mutakin tunnettuja riisin tuhohyönteisiä, erityisesti perhosia sekä paljon täysin määrittämätöntä hyönteislajistoa. Aineistosta löytyviä, todennäköisiä tunnettuja riisintuholaislajeja, joiden lajimäärittystä ei tämän tutkielman rajauksen johdosta varmistettu, olivat esimerkiksi *Maliarpha*-lajit, kuten hyvin todennäköisesti *Maliarpha separatella* (Lepidoptera, Pyralidae), *Chilo*-lajit, kuten mahdollisesti *Chilo auricilius* (Lepidoptera, Crambidae), *Scirpophaga*-lajit, kuten mahdollisesti *Scirpophaga nivella* (Lepidoptera, Crambidae) sekä jotkin yökköset (Lepidoptera, Noctuidae), kuten mahdollisesti *Mythimna separata* (Reissig ym. 1986; Pathak & Khan 1994; Heinrichs & Barrion 2004). Perhoslajien määritykset varmistamalla tutkielman aineistolla olisi mahdollista julkaista kattava kartoitus Koillis-Madagaskarin vetisten riisipeltojen tuholaisperhoslajistosta.

Perhosten lisäksi tutkielman aineisto sisälsi valtavan määrän muitakin hyönteisiä, sillä perhoset muodostivat vain neljänneksen koko tutkimusaineistosta. On hyvin todennäköistä, että esimerkiksi määrällisesti kolmanneksi runsaimman lahkoon, kovakuoriaisten, joukosta olisi mahdollista määrittää tunnettuja riisin tuholaislajeja, joita esimerkiksi Rafaraso ym. (2015) olivat löytäneet. Kovakuoriaisista eräs, muutamana yksilönä pyydyksiin päätynyt sarvijäärä (Coleoptera, Cerambycidae) oli myös paikallisten viljelijöiden mukaan riisin tuholainen, sillä sen kerrottiin katkovan ja syövän riisin varsia (keskustelut paikallisten viljelijöiden kanssa tulkin välityksellä Mandriandryssa, joulukuu 2015). Muiden kuin riisillä elävien tuhohyönteisten lisäksi aineistossa on varmasti myös paljon kosteissa elinympäristöissä eläviä hyönteisiä sekä riisipeltojen läheisistä metsistä pyydyksiin päätyneitä eliöitä, joiden biologiasta, esiintyvyydestä alueella tai taksonomiasta ei tiedetä välttämättä mitään. Aineistoa tarkemmin tutkimalla olisi erittäin todennäköistä löytää myös tieteelle uusia, kuvaamattomia lajeja, sillä Madagaskarin ja tropiikin lajisto ylipäänsä on yleisesti melko heikosti tunnettua ja uusia lajeja kuvataan erityisesti hyönteisistä vuosittain (Godfray, Lewis & Memmott 1999; Goodman & Bensteadt 2003).

4.3. Naaraiden poikkeuksellinen runsaus yllättävää

Perhostutkijoille tunnettu ilmiö on, että valopyydykset keräävät yöperhosia pyydettyä enemmän koiraita kuin naaraita (Williams 1939; Malicky 1974; Acharya 1995; Altermatt, Baumeier & Ebert 2009). Ilmiötä on selitetty esimerkiksi sillä, että koiraat jaksaisivat lentää enemmän ja pidemmälle kuin naaraat ja päätyisivät siten useammin pyydyksiin

(Baker & Sadovy 1978; Acharya 1995). Eroa sukupuolten välisissä lentosuorituksissa on selitetty naaraiden, koiraisiin verrattuna, useasti suuremmalla massalla (Gilchrist 1990). On myös pohdittu, että yön lämpötila voisi vaikuttaa pyyntitulosten koirasvoittoisuuteen tai sitä, että usein yön aikana ensimmäisinä koteloista kuoriutuvat koiraat päätyisivät myös pyydyksiin runsaimpina (Acharya 1995). Yleisesti myös ajatellaan, että pyydysten valot vain jostain syystä vetävät koiraita enemmän puoleensa kuin naaraita (Weissling & Knight 1994; Acharya 1995).

Ranomafanan kansallispuiston lähialueiden riisipelloilla tilanne yöperhosten sukupuolten runsaussuhteiden osalta oli selvästi tavallisesta poikkeava. Kaikilla tutkimuksessa tarkastelluilla taksoneilla naaraita kertyi valopyydyksiin sekä lukumäärällisesti että suhteellisesti koiraita huomattavasti enemmän. Ero sukupuolten välillä oli tilastollisesti erittäin merkitsevä. Mielenkiintoista oli, että naaraiden suhteellinen osuus, joka taksonista riippumatta oli yli 80 %, oli täysin päinvastainen kuin mitä aiemmissa tutkimuksissa on havaittu (Altermatt, Baumeyer & Ebert 2009). Esimerkiksi Acharyan (1995) tutkimuksessa koiraiden osuus valopyynnin tuloksena oli yöperhosten heimosta riippuen noin 70–99 %, kun taas naaraiden osuus vaihteli 1–30 % lukemissa.

Sukupuolten runsauksia selittääkseni testasin selittävien muuttujien vaikutusta regressioanalyysien avulla naaraiden suhteelliseen osuuteen. Naaraiden suhteellinen osuus riippui useimmiten pyyntiajankohdista antaen viitteitä eri taksonien sukupuolten lentoajoista. *Parapoynx stagnalis* -lajin naaraiden suhteellinen osuus oli sitä suurempi mitä aiemmin pyynti oli aloitettu. Naaraiden voidaan siis katsoa olevan aktiivisimmillaan heti auringonlaskun jälkeen, kun taas koiraat ovat liikkeellä myöhemmin. Tämän *P. stagnalis* -lajin sukupuolten runsautta selittävän mallin selityssaste oli kuitenkin hyvin pieni, 8 %, joten varmoja johtopäätöksiä lajin sukupuolten lentoaikojen välillä ei sen avulla voi tehdä.

Parapoynx fluctuosalis -lajin tumman värimuodon kohdalla naaraiden suhteelliseen osuuteen vaikutti eniten pyynnin loppumisajankohta. Mallin mukaan tummia naaraita oli enemmän, kun pyynti loppui aikaisin. Malli ilmentää samaa havaintoa, kuin *P. stagnalis* -lajin kohdalla – naaraat olivat liikkeellä aiemmin kuin koiraat. *P. fluctuosalis* -lajin tumman värimuodon naaraat eivät lähde liikkeelle kuitenkaan ehkä heti auringonlaskun jälkeen toisin kuin *P. stagnalis* -lajin naaraat, sillä vaikuttava muuttuja mallissa oli pyynnin loppumisajankohdan keskiarvo, eikä aloitusajankohdan keskiarvo. Tässäkin sukupuolten runsautta selittävässä mallissa

selitysaste oli hyvin alhainen, 6,2 %, joten johtopäätökset tumman värimuodon sukupuolten lentoaikojen suhteen eivät tässäkään kohtaa ole täysin riskittömiä.

Parapoynx fluctuosalis -lajin raidallisen värimuodon sukupuolten runsauksille löytyi malli, jonka selitysaste oli suhteellisen korkea. Hieman alle kolmasosan (31,9 %) sukupuolten osuuksien vaihtelusta selitti malli, jonka mukaan naaraita oli enemmän kuin koiraita, kun pyyntiyö oli lämmin ja kuiva, kun pyynti loppui aikaisin ja kun pyydyspaikan ympärillä oli paljon muita peltöjä kuin riisipeltöjä. Mallia tulkitsemalla raidallisen värimuodon koiraat lentäisivät perhosen kannalta kehnommillakin keleillä ja myöhemmin kuin naaraat, mikä antaa suhteellisen tehokkaan mallin avulla vahvoja viitteitä värimuodon sukupuolten biologiasta.

Kaikkien tutkimustaksonien naaraiden suhteellista osuutta tarkasteltaessa kävi ilmi, että pyynnin lopetusajalla ja pilvisyydellä on vaikutuksia sukupuolten runsauksiin. Malli, joka selitti hieman yli viidesosan (22 %) aineiston vaihtelusta, kertoi, että ensinnäkin naaraita oli pyydyksissä enemmän mitä aiemmin pyynti loppui. Lisäksi naaraiden suhteellinen osuus oli sitä suurempi mitä pilvisempi pyyntiyö oli. On siis oletettavaa, että *Parapoynx*-lajien naaraat ovat yleisesti ottaen liikkeellä aikaisemmin kuin lajien koiraat. Naaraiden voidaan katsoa myös olevan liikkeellä runsaammin, kun yö on pilvinen. Tämä viittaisi siihen, että naaraat, toisin kuin koiraat, eivät lennä kovin selkeissä ja kirkkaissa sääolosuhteissa.

Yleisesti ottaen *Parapoynx*-lajien sukupuolten lentoajoista ei löytynyt kirjallisuusviitteitä. Tutkimustulokset viittaavat kuitenkin siihen, että niin kuin useilla muillakin yöperhosilla (Acharya 1995), niin myös *Parapoynx*-lajeilla koiraat lentävät myöhemmin yöstä kuin naaraat. Tässä kohtaa on myös syytä muistaa se, että tutkielman valopyynti suoritettiin vain neljä tuntia auringonlaskun jälkeen rajallisten paristomäärien vuoksi. Koko yön yli kestäneet pyynnit olisivat saattaneetkin tuottaa pyydyksiin enemmän koiraita kuin naaraita, mikä olisi ollut tavanomaisempi lopputulos (Williams 1939; Malicky 1974; Acharya 1995; Altermatt, Baumeyer & Ebert 2009). Koska tutkimuslajien vinoutuneelle sukupuolijakaumalle ei löytynyt merkittävää selittäjää, lajien ja niiden sukupuolten lentoaikoja olisi syytä tutkia lisää.

4.4. Säätekijöillä suuri vaikutus tutkimuslajien yleiseen ja kyläkohtaiseen esiintymiseen

Tutkimuslajien yhteenlaskettua runsautta ja esiintyvyyttä alueella selittivät eniten sääolosuhteisiin liittyvät tekijät. Kaikkien kolmen tutkimustaksonin yhteenlaskettua runsautta tarkastelemalla perhosia kertyi riisipelloilla olleisiin pyydyksiin runsaimmin silloin, kun sää oli lämmin sekä kuiva ja kylä, jossa täysikuu sekä eriasteinen sade ilmensivät kaikkia kolme pyyntiyötä, tuotti äärimmäisen vähän perhosia muihin kyliin verrattuna. Tulokset ovat yhdenmukaisia yleisten havaintojen mukaan, sillä lämpimän ja kuivan sään on todettu lisäävän perhosten määriä pyydyksissä, kun taas kuunvalo ja sade tunnetusti vähentää pyyntimääriä (Williams 1936; Williams, Singh & Ziady 1956; Yela & Holyoak 1997; Choi 2008).

Taksonikohtaisesti oli kuitenkin havaittavissa pieniä eroja siinä, mikä tekijä vaikuttaa lajin runsauteen voimakkaimmin. Tulosten perusteella näytti siltä, että lajien välillä oli tulkittavissa eroja lentoajoissa. *P. stagnalis* -lajin yleiseen runsauteen vaikutti pyynnin aloitusajankohta niin, että lajin yksilöitä kertyi pyydyksiin sitä runsaammin mitä aiemmin pyynti aloitettiin. *Parapoynx fluctuosalis* -lajin tumman värimuodon runsauteen puolestaan vaikutti pyynnin lopetusajankohta. Tumman värimuodon yksilöitä oli pyydyksissä sitä runsaammin mitä aiemmin pyynti lopetettiin. Tuloksista voidaan tulkita, että *P. stagnalis* -laji lentäisi heti auringonlaskun jälkeen ja aiemmin kuin *P. fluctuosalis* -lajin tumma värimuoto, sillä ensin mainitun taksonin runsauteen vaikutti eniten pyynnin aloitusajankohta ja jälkimmäisenä mainitun taksonin runsauteen pyynnin lopetusajankohta. On kuitenkin tärkeää huomata, että kummankin taksonin kohdalla runsauksia selittävien mallien selityksasteet ovat hyvin alhaisia: *P. stagnalis* -lajilla 5,5 % ja *P. fluctuosalis* -lajin tummalla värimuodolla 4,9 %. Tästä syystä tutkielman antamat tulokset edellä mainittujen taksonien runsauksiin vaikuttavista tekijöistä ovat lähinnä suuntaa antavia. *Parapoynx fluctuosalis* -lajin raidallisen värimuodon kohdalla taas lämmin ja kuiva sää, ennemmin kuin pyyntiajankohtaan liittyvät muuttujat, lisäsivät värimuodon yksilöiden määrää pyydyksissä. *P. fluctuosalis* -lajin raidallisella värimuodolla myös riisipeltojen runsas määrä pyyntipaikkojen läheisyydessä lisäsi yksilömääriä. Tämä oli tutkimustaksoneilla ainut merkitsevästi vaikuttanut maisemamuuttuja. Malli, joka näillä kahdella muuttujalla, sääolosuhteilla ja riisipeltojen määrällä, selitti raidallisen värimuodon runsautta, oli suhteellisen vahva, sillä se selitti yli neljänneksen (26,8 %) aineiston vaihtelusta. Jostain syystä *P. fluctuosalis* -lajin

raidallisen värimuodon runsaus korreloi säämuuttujien kanssa vahvemmin, kuin sen tumman värimuodon tai *P. stagnalis* -lajin runsaus. Tulos oli mielenkiintoinen, sillä *P. fluctuosalis* -lajin tumma värimuoto oli aineiston kaikista runsain taksoni yksilömäärällisesti.

Kyläkohtaisessa vertailussa maisematasen muuttujilla oli tulkittavissa vain suuntaa antavia rooleja lajien runsaudessa. Niiden vaikutus jäi taksonitason runsausvertailujen tulosten perusteella vahvasti vaikuttaneiden säätekijöiden, lämpötilan ja kosteuden alle. Niiden lisäksi Amboasaryssa jokaisena yönä vaikuttanut täysikuu ja sade vähensivät hyvin todennäköisesti pyydyksiin kertyneiden perhosten määriä. Tästä syystä kylävertailujen tekeminen muita kuin sääolosuhteiden vaikutuksia tarkastelemalla ei ollut kovin mielekäästä. Amboasary nimittäin erottui jokaisen taksonin ja kaikkien taksonien yhteenlasketun runsauden kohdalla selvästi muista kylistä merkitsevästi vähäisemmällä perhosmäärällä. Amboasaryn perhosten vähäisyys oli maastossa silmin havaittavaa, sillä pyydyksiä kuunvalon loisteessa sammuttaessa en huomannut juuri lainkaan perhosia ilmassa tai pyydysten lähettyvillä, toisin kuin muissa kylissä pyydysten sammutusten yhteydessä. Amboasaryn lisäksi Tolongoina erottui muita kyliä runsaammalla *Paraponyx*-lajien kokonaisyksilömäärällä ja *P. fluctuosalis* -lajin raidallisen värimuodon runsaudella. Tuloksia tulkitsemalla Tolongoinan runsas pyyntitulos selittynee Amboasaryn sijaan otollisilla sääolosuhteilla ja *P. fluctuosalis* -lajin raidallisen värimuodon kohdalla mahdollisesti riisipeltojen suurella määrällä, sillä Tolongoina oli yksi hyvin laajoja peltoalueita sisältäneistä kylistä. Malli, joka selitti *P. fluctuosalis* -lajin raidallisen värimuodon runsautta ei ollut kuitenkaan niin vahva, että vertailua eri kylien pelto-osuuksien suhteen olisi ollut mielekäästä tehdä. Lisäksi regressiomalli luotiin niin, että parhaiten aineistoa selittänyt muuttuja oli mallissa aina ensimmäisenä, joka tässäkin tapauksessa oli sääolosuhteisiin liittynyt komponentti.

Maisematasen muuttujien yleisesti heikko vaikutus perhosten runsauksiin selittynee sillä, että satunnaisilla säätekijöillä oli voimakas vaikutus kerättyyn aineistoon, koska aineistoa kerättiin vain kolmen yön ajan per kylä. Mikäli pyyntijaksot olisivat olleet kyläkohtaisesti pidempiä ja säämuuttujien satunnaisvaihtelu ei olisi ollut niin suurta, maisematasen muuttujat olisivat saattaneet vaikuttaa voimakkaammin. Toisaalta tutkimus olisi pitänyt suorittaa jokaisessa kylässä samaan ajankohtaan, jotta sadekauden eteneminen ja sen aiheuttama viljan kasvun vaikutus perhosten runsauksiin olisi saatu minimoitua. Lisäksi on tärkeää muistaa, että maanpeiteluokitus, jonka pohjalta maisemamuuttujien vaikutuksia perhosten runsauksiin pyrittiin tarkastelemaan, oli tehty

jo vuonna 2009. On todennäköistä, että pyyntipaikkojen ympäristö on voinut luokituksen tekemisen ja tutkimusajankohdan välillä muuttua paljonkin. Erityisesti kuivien, kaskiriisipeltojen määrä lienee kasvanut, kun alueella on hakattu enemmän metsää ja raivattu pelloja, mutta pengerrettyjen peltöjen voisi kuitenkin olettaa pysyneen suhteellisen samoilla paikoilla tai laajentuneen vain hieman. Tästä syystä maiseman muuttumisen vaikutukset tämän tutkimuksen pääkohderyhmänä olleisiin, vetisillä riisipelloilla viihtyviin *Paraponyx*-lajeihin eivät kuitenkaan välttämättä olisi olleet vahvoja, vaikka maanpeiteluokitus olisi ollut tuoreempi. Maisematason muuttujien vähäinen vaikutus *Paraponyx*-lajien ja kenties myös muiden tuhohyönteisten runsauksiin, jos niitä olisi tutkittu, voinee johtua myös siitä, että tutkimusalueella maatalouden harjoittaminen on omien havaintojeni perusteella vielä suhteellisen pienimuotoista omavaraistaloutta. Pienet pellot ja heterogeeninen maatalouselinympäristö niiden läheisyydessä eivät todennäköisesti lisää riisin tuholaisperhosiä, vaan päinvastoin vähentävät niitä – toisin kuin intensiivisillä maatalousalueilla, joilla pellot ovat jättimäisiä monokulttuureja ja maatalouselinympäristöt hyvin homogeenisia (Bianchi, Booij & Tschamntke 2006; Segoli & Rosenheim 2012; Zhao ym. 2016).

4.5. *Paraponyx fluctuosalis* -lajin eri värimuodot eivät samaa lajia!

Lajimäärittysten varmistamisen yhteydessä tehdyt genitaalipreparaatit ja DNA-viivakoodit paljastivat selkeitä eroja sekä lisääntymiselimissä että DNA:ssa *Paraponyx fluctuosalis* -lajin eri värimuotojen välillä. Tulos on siinä mielessä erittäin kiinnostava, että värimuodot on aiemmin määritelty omiksi lajeikseen. Tumma värimuoto oli aiemmin laji *Nymphula* (*Paraponyx*-suvun aiempi nimi) *circealis* Walker 1859, mutta Agassiz (2012) synonymisoi värimuodot saman *Paraponyx fluctuosalis* -lajin alle. Agassiz (2012) ei ollut ilmeisesti Afrikan Acentropinae-alaheimon lajeja listatessaan ja kuvaillessaan onnistunut löytämään *P. fluctuosalis* -lajin ja *Nymphula circealis* -lajin välillä morfologisia eroja, joten hän päätti yhdistää lajit saman lajinimen alle.

Tämän tutkielman yhteydessä *P. fluctuosalis* -lajin eri värimuotojen lisääntymiselinten tarkastelussa havaittiin kuitenkin, että erityisesti naarailla lisääntymiselimissä on eroja, mikä viittaa vahvasti siihen, että värimuodot olisivat eri lajeja. Myös koirilla havaittiin heikkoja eroja lisääntymiselimissä, mikä tuki havaintoa. Genitaalipreparaatit tehtiin kuitenkin vain yhdestä kummankin sukupuolen edustajasta

per värimuoto, joten morfologisten lisääntymiselinerojen varmistamiseksi näytteitä olisi hyvä preparoida enemmän.

P. fluctuosalis -lajin eri värimuotojen mahdollisia eroja tutkittiin lisääntymiselinten lisäksi vielä DNA-viivakoodilla. Niiden tulokset vahvistivat lisääntymiselinten osoittamia eroja värimuotojen välillä. Värimuodot poikkeavat toisistaan DNA-sekvenssinsä perusteella 5 % – yleisesti ottaen DNA-erona lajien välillä on pidetty 2 % (Mutanen ym. 2012). Tämän tutkielman tulosten perusteella onkin erittäin vahvaa näyttöä sille, että *P. fluctuosalis* -lajin värimuodot edustavat kahta eri lajia, eivätkä saman lajin kahta eri värimuotoa toisin kuin Agassiz (2012) kuvasi. Värimuodot olisi siis syytä erottaa takaisin omiksi lajeikseen, jotta värimuotojen todellinen taksonomia olisi kuten havaittiin, ja jotta *P. fluctuosalis* -lajilla jatkossa tehtävä tutkimus pohjautuisi eri värimuotojen sijasta kahden eri lajin tutkimiseen. Aiheesta julkaistaneenkin tieteellinen artikkeli tämän pro gradu -tutkielman tulosten pohjalta.

Parapoynx fluctuosalis -lajin värimuotojen erottaminen toisistaan tarkoittaa sitä, että emme todellisuudessa tunne tummaa värimuotoa edustavan lajin biologiaa lainkaan. Ainut tutkimus, jossa erotellaan värimuodot aiemman lajimäärityksen mukaisesti erikseen ja jossa puhutaan niistä yhtä aikaa, käsittelee vain suvun biologiaa yleisellä tasolla (Henning 1992). Koska kirjallisuusviitteet eivät ole tarkemmin eritelleet, kummasta värimuodosta tai edes kummasta varsinaisen *Parapoynx fluctuosalis* -lajin alalajista, *Parapoynx fluctuosalis fluctuosalis* (Zeller, 1852) vai *Parapoynx fluctuosalis linearis* (Guenée, 1854) -alalajista niissä on tarkemmin puhuttu (Speidel & Mey 1999), emme todellisuudessa pysty tarkkaan sanomaan myöskään varsinaisen *P. fluctuosalis* -lajin biologiasta paljoa (Chantaraprappa & Litsinger 1986; Reissig ym. 1986; Shepard, Barrion & Litsinger 1995; Khan 2000; Landry & Roque-Albelo 2006; Agassiz 2012; Saini ym. 2017). Emme siis täysin tarkkaan tiedä käyttävätkö esimerkiksi varsinaisen *P. fluctuosalis* -lajin kummatkin alalajit riisiä ravinnokseen vai vaihteleeeko riisin käyttö maantieteellisesti alalajin populaatioiden välillä. Emme myöskään tiedä, onko tulevaisuudessa kenties vanhan lajinimensä *circealis* saava, nykyinen *P. fluctuosalis* -lajin tumma värimuoto myös riisiä mahdollisesti hyödyntävä laji, kuten *P. stagnalis*, ja sitä kautta potentiaalinen tuhohyönteinen. Tämän tutkielman paljastamien tulosten perusteella on selvää, että jatkotutkimuksille on tarvetta lajien taksonomian ja biologian selvittämiseksi.

4.6. Riisin tuhohyönteisten vaikutus alueen riisinviljelyyn nyt ja tulevaisuudessa

Paikallisten viljelijöiden kanssa tulkin välityksellä keskustellessa tutkimusta tehdessä kävi selväksi, että paikalliset eivät juuri tunne riisin tuhohyönteisiä. Tuhoeläimiksi mainittiin lähinnä rotat, joita havaitsin itsekin riisipelloilla pyyntijaksojeni aikana. Voi olla, että riisin tuhohyönteiset eivät aiheuta tutkimusalueella merkittäviä ongelmia tai sitten paikalliset ovat vain tietämättömiä riisin tuhohyönteisten olemassaolosta ja niiden mahdollisesti aiheuttamista satotappioista. Tutkielman tulosten perusteella Ranomafanan kansallispuiston lähikylissä kuitenkin esiintyy runsaslukuisesti tunnettuja riisin tuholaista, joiden vaikutukset riisinviljelylle ovat hyvin todennäköisiä.

Jotta paikalliset maanviljelijät osaisivat tunnistaa riisin tuhohyönteisiä sekä varautua ja torjua niiden mahdollisesti aiheuttamia ongelmia, heitä olisi hyvä kouluttaa aiheesta. Tutkimuksessa havaittua *Paraponyx stagnalis* -lajin tuholaisperhosta pystytään esimerkiksi torjumaan viljelytekniikoin kasvattamalla kasveja väljästi (Heinrichs & Barrion 2004) tai istuttamalla kaloja riisipelloille, jotka tutkitusti vähentävät *P. stagnalis* -lajin toukkien määriä (Vromant ym. 1998).

Paikallisten viljelijöiden olisi myös hyvä tietää erilaisten ympäristömuuttujien vaikutuksista tunnettujen riisituholaisten määriin ja niiden aiheuttamiin potentiaalsiin satotappioihin. Viime vuosikymmeninä ilmestyneet tutkimukset nimittäin korostavat ihmisten kannalta haitallisten hyönteisten torjunnassa erityisesti biologisia torjuntakeinoja, jotka suosittelevat ylläpitämään peltoalueiden lähiympäristön monimuotoisuutta ja jotka vähentävät haitallisten torjunta-aineiden käyttöä (Settle ym. 1996; Heinrichs & Barrion 2004). Lisäksi viljelijöiden olisi hyvä olla tietoisia globaalien megatrendien, kuten intensiivisen maankäytön, tuottamista ongelmista, jotka muualla maailmassa ovat aiheuttaneet ja lisänneet myös tuhohyönteisten vaikutuksia (Bianchi, Booij & Tschamntke 2006; Segoli & Rosenheim 2012; Zhao ym. 2016). Intensiivisen maanviljelyn on havaittu lisäävän tuholaisten määriä juuri siitä syystä, että biologinen torjunta kärsii, kun tuholaisten luontaisten saalistajien määrä vähenee (Wilby & Thomas 2002). Näitä tietoja omaksumalla paikallisväestön kiinnostus oman alkuperäisluontonsa säilyttämiselle saattaisi kasvaa, ja sademetsät voitaisiin nähdä muunakin kuin potentiaalisena maanviljelysmaana, joka puolestaan auttaisi uhanalaisen metsäluonnon säilymistä tuleville sukupolville ja samalla hillitsisi mahdollisia tuholaisten aiheuttamia satotappioita (Hackel 1999; Landis, Wratten & Gurr 2000).

Viimeaikaiset tutkimukset kertovat, että Madagaskarin pienviljelijät ovat erityisen alttiita rajuille ympäristömuutoksille, kuten ilmastonmuutokselle ja tuholaisaalloille, ja tästä syystä paikallisen väestön ruokaturva ei ole niin taattu kuin sen olisi hyvä olla (Harvey ym. 2014; Rakotondrabe ym. 2014). Mahdollisia muutoksen aiheuttajia voidaan tutkia erikseen, mutta on syytä muistaa, että esimerkiksi ilmastonmuutoksen vaikutukset muihin ilmiöihin tunnetaan edelleen heikosti (Hughes 2000). On arveltu, että tuholaisaaltojen uhkakuvat saattavat tulevaisuudessa entisestään voimistua, sillä ilmaston lämpenemisen johdosta riisin tuhohyönteisten lisääntymisaktiivisuus ja vuosittainen sukupolvien määrä voivat kasvaa (Kiritani 2007). Jotta ilmastonmuutoksen mahdollisesti aikaansaamiin vaikutuksiin voidaan varautua, on tärkeää seurata esimerkiksi riisin tuhohyönteispopulaatioiden määriä ja niissä tapahtuvia muutoksia (Huang, Cheng & Wu 2010). Kun riisipelloilta löytyvät tuholaislajit tunnetaan, niiden torjuminen on helpompaa, kun se osataan täsmentää biologisen torjunnan kautta ja viljelyteknisin keinoin (Huang, Cheng & Wu 2010). Tämän tutkielman tulokset auttavat osaltaan tätä tuhohyönteisten kartoitus- ja torjuntatyötä ja siten myös Ranomafanan alueen riisinviljelijöitä. Yleisesti ottaen erilaiset toimenpiteet ja ratkaisut Madagaskarin maanviljelijöiden ja sitä kautta myös alueen luonnon tilan parantamiseksi, kun ruokaa ei tarvitsisi hankkia pelkästään sademetsiä pelloiksi raivaamalla, ovat äärimmäisen tärkeitä (Rakotondrabe ym. 2014).

4.7. Tulosten yleistettävyys ja luotettavuus

Yleisesti ottaen tutkimuslajien yksilömäärien ja sukupuolten runsautta selittävien regressiomallien selityssasteet eivät olleet kovin vahvoja, joten niiden yleistäminen lajien ekologiaa koskeviksi yleistuloksiksi ei ole suotavaa. Suurimmillaankin mallien selityssasteet jäivät vain vajaaseen kolmannekseen. Säämuuttujien aiheuttaman vaihtelun ansiosta aineisto jäi joinain pyyntiöinä ja tietyissä kylissä valitettavan pieneksi, mikä voi osaltaan myös vaikuttaa regressiomallien tuloksiin etenkin, kun käytin vastemuuttujina pääkomponentteja. Niiden on nimittäin todettu tuovan esiin pienistä aineistoista lähinnä satunnaisvaihtelua (Ranta, Rita & Kouki 2012).

Koska sääolosuhteilla oli oletettavia ja vahvoja vaikutuksia pyyntituloksiin, eivät tulokset Kaakkois-Madagaskarin riisipeltojen perhosihteisön rakenteesta tai tutkittavien lajien todellisista runsauksista ole välttämättä myöskään täysin paikkansa pitäviä (Yela & Holyoak 1997). Tuloksia tarkasteltaessa onkin syytä muistaa, että

aineistoa kerättiin vain kolmen yön ajan kustakin kylästä. Jotta sääolosuhteiden satunnaisvaikutukset saataisiin eliminoidua ja tulosten yleistettävyyden paranisi, tulisi tutkimus suorittaa samoilla tutkimusalueilla uudestaan paljon pidemmällä ja rinnakkain samanaikaisella hyönteisten pyyntijaksolla.

Tulosten yleistettävyyteen vaikuttaa myös otoskoon vaihtelu. Esimerkiksi säätietojen puuttuminen Kelilalinasta, sääantureiden myöhäisen saapumisen vuoksi, vähentää otoskokoa yhdeksällä mahdollisesta seitsemästäkymmenestä kahdesta (72) malleissa, joissa säämuuttujien vaikutusta aineistoon pyritään selittämään. Lisäksi yöt, jolloin tutkittavia lajeja ei tullut pyydyksiin ollenkaan tai tutkittavan lajin koiraat jäivät puuttumaan täysin, vaikuttavat myös otoskokoa pienentävästi. On myös huomattava, että naaraiden valtava suhteellinen osuus aineistossa kunkin tutkimustaksonin kohdalla vaikuttaa vahvasti taksonikohtaisiin tuloksiin. Tutkielman tulosten antamat viitteelliset tiedot tutkimustaksonien biologiaan liittyen, esimerkiksi taksonien runsauksiin vaikuttavista sää- ja maisemamuuttujista, kertovat enemmän kyseessä olevan taksonin naaraiden ominaisuuksista, sillä naaraat dominoivat aineistoa erittäin vahvasti.

Perhosten runsauksia tutkiessa olisi ollut mahdollista ottaa huomioon myös muuttujia, joihin en käytetyillä tutkimusmenetelmillä pystynyt puuttumaan. Minulla ei esimerkiksi ollut välineitä mitata pyyntiyön tuulisuutta. Tuulisuudella tutkitusti voi olla vaikutuksia tuloksiin perhosia valopyydyksillä pyydetessä (Yela & Holyoak 1997). En kuitenkaan muista kiinnittäneeni huomiota erityisen voimakkaisiin tuuliolosuhteisiin pyyntijaksojen aikana. Tuulisuuden lisäksi valopyydyksen valaisimen teho voi vaikuttaa perhosten määriin (Baker & Sadovy 1978). Valmistaja ei ilmoita käyttämäni GemLight-valojen yhteydessä sen lamppujen tehokkuutta, mutta on selvää, että näiden vähän virtaa tarvitsevien led-lamppujen teho ei ole kovin suuri. Jos käytettävissä olisi ollut isompia akkuja tai generaattori, olisi ollut mahdollista käyttää pyyntitehokkuudeltaan parempia lamppeja.

Yleistettävyyso Ongelmien lisäksi tuloksissa on erinäisiä mahdollisia virhelähteitä. Valopyydykset piti rakentaa ja asetella tukikeppien avulla jokaisessa kylässä maastonmuotojen mukaisesti erikseen, eli pyydyksen rakenne, asento ja lampun riippumiskorkeus ovat voineet vaikuttaa aineistoon. Lisäksi joissakin kylissä lamput eivät paristojen säännöllisestä vaihtamisesta ja testaamisesta huolimatta toimineet joka yö ongelmitta. Kelilalinnan pyyntijakson yhtenä yönä minkään pyydyksen lamput eivät palaneet kunnolla. Ambatolahyssä sekä Marotranossa yhtenä yönä yhden pyydyksen lamput eivät olleet palaneet koko aikaa, sillä valot olivat pimeinä, kun menin

sammuttamaan niitä. Mandriandryssa puolestaan yhtenä yönä yksi pyydys oli tuntemattomasta syystä kaatunut, joten sen saalis jäi todella vähäiseksi. Tolongoinan hyönteisnäytteet taas olivat kahden pyyntiyön jäljiltä erittäin kosteita ja yritin kuivattaa niitä auringossa niiden säilyvyyden parantamiseksi sillä seurauksella, että teltpaikkamme lähistöllä pyörineet kylän kanat ehtivät nokkimaan osan hyönteisistä ennen kuin huomasin tilanteen. Kosteat näytteet menivät säilytysolosuhteiden kontrolloinnista huolimatta huonokuntoisiksi ja Suomessa niiden tunnistaminen oli hankalaa, minkä vuoksi Tolongoinan kohdalla muutamien yksilöiden kohdalla laji- tai sukupuolenmäärittäminen voi olla virheellinen. Hyönteisiä lajitellessa yksittäiset näytteet tuhoutuivat myös preparoinnin yhteydessä. Lisäksi Tolongoinan ja Mandriandryn yhden yön tulosten kuljetuslaatikot olivat Suomeen matkustamisen yhteydessä menneet matkalaukussa rikki, joten muutamien yksilöiden sekoittuivat eri kylien välillä, eikä niitä voinut laskea mukaan tuloksiin.

Virhelähteeksi voidaan laskea myös se, että pyynnin aloitus- ja lopetusajankohta sekä pyynnin kokonaiskesto vaihtelivat hieman kylien välillä. Tämä johtui siitä, että erilaisten maastonmuotojen takia matkat pyydysten välillä eivät olleet yhtä nopeita kulkea, ja siitä, että Ambatolahyssa lamppujen päällelaitto ja sulkeminen olivat yöpymispaikan ja pyyntipaikkojen pitkän etäisyyden johdosta paikallisen oppaan vastuulla. Opas neuvoistani huolimatta laittoi valot päälle ja sammutti ne valitettavan aikaisin. Toisaalta tahattomat erot pyyntiajankohdissa paljastivat viitteitä eroista tutkimuslajien lentoajoissa, mikä lopulta olikin tutkimuksen tulosten kannalta onnistunut sattuma.

5. Yhteenveto ja johtopäätökset

Tutkimukseni osoittaa ensimmäistä kertaa, että Ranomafanan kansallispuiston alueella, Kaakkois-Madagaskarilla esiintyy tunnettuja riisin tuholaisperhosia. Tulokset eivät kerro tuholaisten aiheuttamista mahdollisista satovaikutuksista, mutta vaikutukset ovat oletettavia siellä missä lajeja esiintyy. Tulokset kertovat, että tunnetusti vetisillä riisipelloilla viihtyvät *Parapoynx*-suvun lajit, *Parapoynx stagnalis* ja *Parapoynx fluctuosalis* ovat alueella kaikkein runsaimpia perhoslajeja. Yleisten havaintojen mukaisesti tutkittavien yöperhosten runsauteen vaikuttivat runsaimmin säätekijät, mutta totutuista tuloksista poiketen naarasperhoset olivat tämän tutkimuksen perusteella runsaampia kuin koirasperhoset. Syy tähän poikkeavaan havaintoon selittynee tutkimuksen suhteellisen lyhyellä alkuyön pyyntiajalla, joka suosi naaraita enemmän kuin todennäköisesti myöhemmin yöllä lentäviä koiraita.

Parapoynx fluctuosalis -lajin eri värimuotojen morfologinen ja geneettinen tarkastelu varmistavat myös todennäköisesti ensimmäistä kertaa, että värimuodot edustavat oikeasti kahta eri lajia. Tutkielman tulokset muokkaavat siis tietoaamme *Parapoynx*-lajien taksonomiasta. Tulokset osoittavat myös, että näiden kahden *Parapoynx*-lajin biologiaa olisi syytä tutkia lisää.

Tutkielmassa käytetty tutkimusasetelma antaa vain viitteitä tutkimuslajien ekologiaan vaikuttavista tekijöistä. Yleisenä huomiona työn tuloksista voidaan sanoa, että tämänkaltaisen ekologisen tutkimuksen tekeminen vaatii valtavan paljon työtä erilaisten muuttujien kontrolloimiseksi, jotta tulokset olisivat mahdollisimman luotettavia ja paikkansa pitäviä. Maastossa ja erityisesti tropiikissa tehtävän ekologisen tutkimuksen suunnittelu on äärettömän tärkeää ja se tulee tehdä huolella.

Jos halutaan tutkia mahdollisten maisemamuuttujien vaikutusta tutkimusalueiden hyönteisten runsauksiin, pyyntijaksojen tulee olla pidempiä kuin tässä tutkimuksessa käytetyt. Pitkien pyyntijaksojen avulla voidaan vähentää sääolosuhteiden aiheuttamaa voimakasta aineiston satunnaisvaihtelua sekä rakentaa tilastollisia malleja säävaikutusten huomioimiseksi, ja tällöin tulokset voisivat paremmin paljastaa mielenkiintoista tietoa maankäytön muutosten aiheuttamista luontovaikutuksista, mikä aiheena on viime aikoina herättänyt paljon keskustelua.

Tässä pro gradu -tutkielmassa tuotettu mittava aineisto antaa mahdollisuuksia monille lisätutkimuksille. Aineiston hyönteiset tallennetaan

Luonnontieteellisen keskusmuseon Luomuksen hyönteistieteellisiin kokoelmiin tutkijoiden käyttöön. Madagaskarin hyönteisissä riittää tutkittavaa – ei pelkästään mahdollisten tuhohyönteisten osalta. Trooppiset alueet ovat tunnetusti lajirikkaimpia, joten Madagaskarin kaltaisen maan monimuotoisuuden tutkiminen on joka tapauksessa erittäin palkitsevaa ja hyödyllistä.

6. Kiitokset

Haluan ensimmäisenä kiittää tutkielmaani rahoittaneita Helsingin yliopiston alumni ry:n Ympäristön ystävät -rahastoa, Suomen Biologian Seura Vanamo ry:tä, Suomen Perhostutkijain Seura ry:tä sekä Helsingin Hyönteistieteellistä Yhdistystä.

Kiitos Katarina Meramolle vertaistuesta ja hauskoista, unohtumattomista hetkistä tutkimusaineiston keruun aikana Madagaskarilla. Kiitos myös muulle tutkimusretkiryhmälle – erityisesti paikallisoppaille, Justinille ja Menjalle, jotka auttoivat pyydyspaikkojen etsimisessä sekä pyydysten koennassa riisipelloilla yön pimeydessä. Kiitos myös Ranomafanan tutkimusasema ValBion henkilökunnalle.

Kiitän Luonnontieteellisen keskusmuseon Luomuksen henkilökuntaa Elvira Rätteliä ja Elina Laihoa perhosten viivakoodaamisen mahdollistamisesta. Kiitos Elviralle myös ystävällisestä hyönteistarvikkeiden ja -kirjallisuuden lainaamisesta. Kiitos nyt jo ex-museolaiselle, Jaakko Kullbergille, joka antoi arvokkaita vinkkejä trooppisten perhosten pyytämiseen ja hyönteisnäytteiden säilyttämiseen liittyen sekä lainasi levityslautojaan.

Kiitos kaikille tsempanneille sekä vertaistukea ja kannustusta antaneille kavereille ja ystäväilleni. Kiitos äiti ja isä kannustuksesta ja tuesta projektin aikana. Kiitos ystävälleni Pinja Näkille, joka aina uskoi minuun ja ehti vielä viime hetkinä ennen tutkielman palautusta kommentoimaan sekä oikolukemaan sitä.

Kiitos Mar Cabezalle unelmani toteuttamisesta: upeasta mahdollisuudesta palata Madagaskarille gradun teon merkeissä. Kiitos työn alkuun ohjaamisessa.

Suurimmat ja erityisimmät kiitokseni menevät varsinaisille ohjaajilleni Maria Heikkilälle, Pasi Sihvoselle ja Tarmo Virtaselle. Kiitos Tarmolle erinomaisesta avusta analyysien teossa ja kiinnostuksesta aiheuttani kohtaan. Valtaisa kiitos Marialle ja Pasille, jotka uskalsivat hypätä projektiin mukaan kesken kaiken. Ilman teitä tämä työ ei olisi valmistunut. Oli ilo ja kunnia olla ensimmäinen ohjattavanne.

Lopuksi, kiitos ja anteeksi te 11 798 niveljalkaista, jotka henkenne kaupalla mahdollistitte tutkimukseni. Teidän muistonne jää elämään – ja museokokoelmiin.

7. Kirjallisuus

- Acharya, L. 1995: Sex-biased predation on moths by insectivorous bats. — *Animal Behavior*. 49: 1461–1468.
- Agassiz, D. J. 2012: The Acentropinae (Lepidoptera: Pyraloidea: Crambidae) of Africa. — *Zootaxa*, 3494 (1): 1–73.
- Altermatt, F., Baumeier, A. & Ebert, D. 2009: Experimental evidence for male biased flight-to-light behavior in two moth species. — *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 130: 259–265.
- Appert, J. 1967: Les insectes nuisibles aux cultures de Madagascar. — *Bulletin Agronomique*. 22: 177.
- Appert, J. 1969: *Maliarpha separatella* Ragonot (Lep., Pyralidae) ou borer blanc africain du riz, insecte nuisible au riz a Madagascar. — *IRAM*. Document No. 198. 58 s.
- Appert, J. 1970. *Maliarpha separatella* (borer blanc du riz). Observations nouvelles et rappel des problèmes entomologiques du riz à Madagascar. — *L'Agronomie Tropicale*. 25: 329–365.
- Baker, R. R., & Sadovy, Y. 1978: The distance and nature of the light-trap response of moths. — *Nature*. 276 (5690): 818–821.
- Begon, M., Townsend, C. R. & Harper, J. L. 2006: *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. — Malden, MA; Blackwell Science. 738 s.
- Bernal, J. S. & Medina, R. F. 2018: Agriculture sows pests: how crop domestication, host shifts, and agricultural intensification can create insect pests from herbivores. — *Current Opinion in Insect Science*. 26: 76–81.
- Bianchi, F. J., Booij, C. J. H., & Tscharntke, T. 2006: Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. — *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 273 (1595): 1715–1727.
- Bianchi, G., Baumgärtner, J., Delucchi, V., Rahalivavololona, N., Skillman, S., & Zahner, P. H. 1989: Sampling egg batches of *Maliarpha separatella* RAG.(Lep., Pyralidae) in Madagascan rice fields. — *International Journal of Pest Management*. 35 (4): 420–424.
- Bonman, J. M., Khush, G. S., & Nelson, R. J. 1992: Breeding rice for resistance to pests. — *Annual Review of Phytopathology*. 30 (1): 507–528.
- Braun, A. F. 1924: The frenulum and its retinaculum in the Lepidoptera. — *Annals of the Entomological Society of America*. 17 (3): 234–257.

- Brenière, J. Rodriguez, H., & Ranaivosoa, H. 1962: Un ennemi du riz à Madagascar *Maliarpha separatella* Rag. ou borer blanc. — *L'Agronomie Tropicale. Série 3, Agronomie Générale. Etudes Scientifiques*. 17 (4-5): 223–302.
- Casse, T., Milhøj, A., Rainaivoson, S., Randriamanarivo, J.R. 2004: Causes of deforestation in southwestern Madagascar: what do we know? — *Forest Policy and Economics*. 6: 33–48.
- Caterino, M. S., Cho, S., & Sperling, F. A. 2000: The current state of insect molecular systematics: a thriving Tower of Babel. — *Annual review of entomology*. 45 (1): 1-54.
- Chantaraprappa, N., & Litsinger, J. A. 1986: Host range and biology of three rice caseworms. — *International Rice Research Newsletter*. 11 (5): 33–34.
- Choi, S. W. 2008: Effects of weather factors on the abundance and diversity of moths in a temperate deciduous mixed forest of Korea. — *Zoological Science*. 25 (1): 53–58.
- De Datta, S. K. 1981: *Principles and practices of rice production*. — John Wiley & Sons. 618 s.
- Dufour, L. 1844: Anatomie générale des Diptères. — *Annales des Sciences Naturelles Zoologie et Biologie Animale*. 1: 244–264.
- Eberhard W.G. 1985: *Sexual Selection and Animal Genitalia*. — Harward University Press. 244 s.
- Fageria, N. K., Wander, A. E., & Silva, S. C. 2014: Rice (*Oryza sativa*) cultivation in Brazil. — *Indian Journal of Agronomy*. 59 (3): 350–358.
- Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., Chapin, S., Coe, M. T., Daily, G. C., Gibbs, H. K., Helkowski, J. H., Holloway, T., Howard, E. A., Kucharik, C., J., Monfreda, C., Patz, J. A., Prentice, C., Ramankutty, N. & Snyder, P. K. 2005: Global consequences of land use. — *Science*, 309 (5734): 570–574.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). 2015: Cereal Supply / Demand Balance for Sub-Saharan Africa, Situation as of mid-september 2015. — *Global information and early warning system on food and agriculture*. Food and Agriculture Organization of the United Nations. 52 s.
- Fry, R. & Waring, P. 2001: *A Guide to Moth Traps and Their Use*. — The Amateur Entomologists' Society. 60 s.
- Gilchrist, G. W. 1990: The consequences of sexual dimorphism in body size for butterfly flight and thermoregulation. — *Functional Ecology*. 4: 475–487.
- Godfray, H. C. J., Lewis, O. T., & Memmott, J. 1999: Studying insect diversity in the tropics. — *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 354 (1391): 1811–1824.
- Goodman, S. M. & Benstead, J. P. 2003: *The Natural History of Madagascar*. — The University of Chicago Press. 1709 s.

Green G. M. & Sussman R. W. 1990: Deforestation History of the Eastern Rain Forests of Madagascar from Satellite Images. — *Science* 248: 212-215.

Hackel, J. 1999: Community Conservation and the Future of Africa's Wildlife. — *Conservation Biology*. 13 (4): 726–734.

Hajibabaei, M., Janzen, D. H., Burns, J. M., Hallwachs, W., & Hebert, P. D. 2006: DNA barcodes distinguish species of tropical Lepidoptera. — *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 103 (4): 968–971.

Hajibabaei, M., Singer, G. A., Hebert, P. D., & Hickey, D. A. 2007: DNA barcoding: how it complements taxonomy, molecular phylogenetics and population genetics. — *Trends in Genetics*. 23(4): 167–172.

Hardwick, D. F. 1950: Preparation of slide mounts of lepidopterous genitalia. — *The Canadian Entomologist*. 82 (11): 231–235.

Harper, G. J., Steininger, M. K., Tucker, C. J., Juhn, D. & Hawkins, F. 2007: Fifty years of deforestation and forest fragmentation in Madagascar. — *Environmental Conservation*. 34 (4): 325–333.

Harvey, C. A., Rakotobe, Z. L., Rao, N. S., Dave, R., Razafimahatratra, H., Rabarijohn, R. H., Rajaofara, H. & MacKinnon, J. L. 2014: Extreme vulnerability of smallholder farmers to agricultural risks and climate change in Madagascar. — *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 369 (1639): 20130089.

Hebert, P. D., Cywinska, A., & Ball, S. L. 2003: Biological identifications through DNA barcodes. — *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 270 (1512): 313–321.

Hebert, P. D., Penton, E. H., Burns, J. M., Janzen, D. H., & Hallwachs, W. 2004: Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly *Astrartes fulgerator*. — *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 101 (41): 14812–14817.

Heinrichs, E. A. & Barrion, A. T. 2004: *Rice-Feeding Insects and Selected Natural Enemies in West Africa: biology, ecology, identification*. — International Rice Research Institute and Africa Rice Center. 243 s.

Heinrichs, E. A. 1994: *Biology and Management of Rice Insects*. — Wiley Eastern Ltd. 794 s.

Henning, S. 1992: Getting to Know Moths – Aquatic Moths –. — *Metamorphosis. Journal of the Lepidopterists' Society of Southern Africa*. 3 (3): 121–125.

Huang, S-H, Cheng, C-H & Wu, W-J. 2010: Possible impacts of climate change on rice insect pests and management tactics in Taiwan. — *Crop, Environment & Bioinformatics*. 4: 269-279.

Hughes, L. 2000: Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? — *Trends in ecology & evolution*. 15 (2): 56–61.

Intachat, J., Holloway, J. D., & Staines, H. 2001: Effects of weather and phenology on the abundance and diversity of geometroid moths in a natural Malaysian tropical rain forest. — *Journal of Tropical Ecology*. 17 (3): 411–429.

International Rice Research Institute (IRRI). 1990: *Crop Loss Assessment in Rice*. — International Rice Research Institute. 334 s.

Jalas, I. 1992: *Perhostenkeräilijän opas*. — Kustannusosakeyhtiö Otava. 272 s.

Kari, S. & Korhonen-Kurki, K. 2013: Framing local outcomes of biodiversity conservation through ecosystem services: a case study from Ranomafana, Madagascar. — *Ecosystem Services*. 3: 32–39.

Katoh, K., Sakai, S., & Takahashi, T. 2009: Factors maintaining species diversity in satoyama, a traditional agricultural landscape of Japan. — *Biological Conservation*. 142 (9): 1930–1936.

Khan, Z. H. 2000: *Biosystematic Studies on Pyralid Pests of Rice Crop in India (Pyralidae: Lepidoptera)*. — Väitöskirja. Aligarh Muslim University, Faculty of Agricultural Sciences, Department of Plant Protection. 278 s.

Kiritani, K. 2007: The impact of global warming and land-use change on the pest status of rice and fruit bugs (Heteroptera) in Japan. — *Global Change Biology*. 13 (8): 1586–1595.

Klein, A. M., Vaissiere, B. E., Cane, J. H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C., & Tscharntke, T. 2007: Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. — *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 274 (1608): 303–313.

Koch, M. (Ed.). 1956: *Präparation von Insekten: sachgemässe Anleitung für Wissenschaftler und Liebhaber*. — Neumann. 119 s.

Kumar, S., Stecher, G., & Tamura, K. 2016: MEGA7: molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets. — *Molecular biology and evolution*. 33 (7): 1870–1874.

Kunz, T. H., Braun de Torrez, E., Bauer, D., Lobova T. & Fleming T. H. 2011: Ecosystem services provided by bats. — *Annals of the New York Academy of Sciences*. 1223: 1–38.

Landis, D. A., Wratten, S. D., & Gurr, G. M. 2000: Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. — *Annual review of entomology*. 45 (1): 175–201.

- Landry, B., & Roque-Albelo, L. 2006: The Acentropinae and Musotiminae (Lepidoptera, Pyralidae) of the Galapagos Islands, Ecuador. — *Zootaxa*. 1354: 45–56.
- Lindenmayer, D. B. & Fischer, J. 2013: *Habitat Fragmentation and Landscape Change: An Ecological and Conservation Synthesis*. — Island Press. 352 s.
- Maas, B., Clough, Y. and Tscharntke, T. 2013: Bats and birds increase crop yield in tropical agroforestry landscapes. — *Ecology Letters*. 16 (12): 1480–1487.
- Malicky, H. 1974: Über das Geschlechterverhältnis von Lepidopteren in Lichtfallen. — *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*. 75: 113–129.
- Maqbool, S. B., Riazuddin, S., Loc, N. T., Gatehouse, A. M., Gatehouse, J. A., & Christou, P. 2001: Expression of multiple insecticidal genes confers broad resistance against a range of different rice pests. — *Molecular Breeding*. 7(1): 85–93.
- Millennium Ecosystem Assessment (MEA). 2005: *Ecosystems and Human Well-Being: Synthesis*. — Island Press, Washington. 155 s.
- Mizutani, M. 1984: The influences of weather and moonlight on the light trap catches of moths. — *Applied Entomology and Zoology*. 19 (2): 133–141.
- Munroe, E. & Solis, M.A. 1998: The Pyraloidea. — Kirjassa: Kristensen, N. P. (toim.), *Handbook of Zoology IV: Lepidoptera, moths and butterflies. Vol.1: Evolution, systematics and biogeography*: 233–256. Walter de Gruyter. 494 s.
- Mutanen, M., Rytönen, S., Lindén, J., & Sinkkonen, J. 2007: Male genital variation in a moth *Pammene luedersiana* (Lepidoptera: Tortricidae). — *European Journal of Entomology*. 104 (2): 259.
- Mutanen, M., Hausmann, A., Hebert, P. D., Landry, J. F., de Waard, J. R., & Huemer, P. 2012: Allopatry as a Gordian knot for taxonomists: Patterns of DNA barcode divergence in arctic-alpine Lepidoptera. — *PLoS One*. 7 (10): e47214.
- Myers N., Mittermeier R., Mittermeier C. G., Fonseca G. A. B & Kent J. 2012: Biodiversity hotspots for conservation priorities. — *Nature*. 491: 853–858.
- Nei, M., & Kumar, S. 2000: *Molecular evolution and phylogenetics*. — Oxford university press. 352 s.
- Neuweiler, G. 2000: *The Biology of Bats*. — Oxford University Press. 310 s.
- Noyes, J. S. 1982: Collecting and preserving chalcid wasps (Hymenoptera: Chalcidoidea). — *Journal of natural history*. 16 (3): 315–334.
- Packer, L., Monckton, S. K., Onuferko, T. M., & Ferrari, R. R. 2018: Validating taxonomic identifications in entomological research. — *Insect Conservation and Diversity*. 11 (1): 1–12.
- Pathak, M. D. & Khan, Z. R. 1994: *Insect Pests of Rice*. — IRRI, ICIPE. 89 s.

- Phillipson, P. B., Schatz, G. E., Lowry II, P. P. and Labat, J.-N. 2006: A catalogue of the vascular plants of Madagascar. — Kirjassa: Ghazanfar, S. A. & Beentje, H. J. (toim.): *Taxonomy and Ecology of African Plants: Their Conservation and Sustainable Use*. 613-627. Proceedings XVIIth AETFAT Congress. Royal Botanic Gardens, Kew. 811 s.
- Pullin, A. S. 2002: *Conservation biology*. — Cambridge University Press. 345 s.
- Rafaraso, L. S., Ranarilalaitiana, T., Andrianantoandro, A. & Ravaomanarivo Raveloson, L. H. 2015: Biodiversité de l'entomofaune des rizières de la région de Lac Alaotra (Madagascar). — *Malagasy Nature* 9: 15–38.
- Rakotomanana, J. 1989: La conservation des sols-côté paysans. — *Akon'ny Ala*. 3: 15–19.
- Rakotondrabe, M., Aubert, S., Razafiarijaona, J., Ramananarivo, S., Ramananarivo, R., & Antona, M. 2014: Les paiements pour services environnementaux: un moyen de contenir les cultures sur brûlis forestier à Madagascar? — *Bois & Forêts Des Tropiques*. 322 (322): 51–64.
- Ramohavelo, D. C. 2009: *Stratégies villageoises pour la gestion des paysages forestiers du Menabe Central, Madagascar*. — Vaitöskirja. École Polytechnique Fédérale de Lausanne, Suisse, Faculté Environnement naturel, architectural et construit. 180 s.
- Ranta, E., Rita, H., & Kouki, J. 2012: *Biometria*. 10. painos. — Gaudeamus. 569 s.
- Ratnadass, A., Randriamanantsoa, R., Aberlenc, H. P., Rafamatanantsoa, E., Rajaonera, T. E., & Letourmy, P. 2017: Impacts of some upland rice-based cropping systems on soil macrofauna abundance and diversity and black beetle damage to rice. — *Crop Protection*. 100: 150-156.
- Ratnasingham, S., & Hebert, P. D. 2007: BOLD: The Barcode of Life Data System (<http://www.barcodinglife.org>). — *Molecular Ecology Resources*. 7 (3): 355–364.
- Reissig, W. H., Heinrichs, E. A., Litsinger, J. A., Moody, K., Fiedler, L., Mew, T. W. & Barrion, A. T. 1986: *Illustrated Guide to Integrated Pest Management in Rice in Tropical Asia*. — International Rice Research Institute. 411 s.
- Robinson, G. S. 1976: The preparation of slides of Lepidoptera genitalia with special reference to the Microlepidoptera. — *Entomologist's Gazette* 27 (2): 127–132.
- Rocha, R., Virtanen, T., & Cabeza, M. 2015: Bird assemblages in a Malagasy forest-agricultural frontier: effects of habitat structure and forest cover. — *Tropical Conservation Science*. 8: 681–710.
- Roe, A. D., & Sperling, F. A. 2007: Patterns of evolution of mitochondrial cytochrome c oxidase I and II DNA and implications for DNA barcoding. — *Molecular Phylogenetics and evolution*. 44 (1): 325–345.

- Roy, P., Shimizu, N., Okadome, H., Shiina, T., & Kimura, T. 2007: Life cycle of rice: Challenges and choices for Bangladesh. — *Journal of food engineering*. 79 (4): 1250–1255.
- Saini, V., Singh, S., Rawal, R. & Venkatesh, Y. N. 2017: Species diversity and distribution of Cnaphalocrocis and Scirpophaga (Lepidoptera: Crambidae) species complex in rice in Tamil Nadu, India. — *Journal of Entomology and Zoology Studies*. 5 (4): 1308–1313.
- Schowalter, T. D. 2016: *Insect ecology: an ecosystem approach*. — Academic Press. 774 s.
- Schowalter, T. D., Noriega, J. A. & Tscharntke, T. 2018: Insect effects on ecosystem services — Introduction. — *Basic and Applied Ecology*. 26:1–7.
- Segoli, M., & Rosenheim, J. A. 2012: Should increasing the field size of monocultural crops be expected to exacerbate pest damage? — *Agriculture, ecosystems & environment*. 150: 38–44.
- Serraj, R., Bennett, J. & Hardy, B. 2014: *Drought Frontiers in Rice: Crop Improvement for Increased Rainfed Production*. — Wolrd Scientific Publishing Co Pte Ltd. 409 s.
- Settle, W. H., Ariawan, H., Astuti, E. T., Cahyana, W., Hakim, A. L., Hindayana, D., & Lestari, A. S. 1996: Managing tropical rice pests through conservation of generalist natural enemies and alternative prey. — *Ecology*. 77 (7): 1975–1988.
- Shapiro, A. M., & Porter, A. H. 1989: The lock-and-key hypothesis: evolutionary and biosystematic interpretation of insect genitalia. — *Annual review of entomology*. 34 (1): 231–245.
- Shepard, B. M., Barrion, A. T. & Litsinger, J. A. 1995: Rice-Feeding Insects of Tropical Asia. — International Rice Research Institute. 228 s.
- Sihvonen, P. 2001: Everted vesicae of the Timandra griseata group: methodology and differential features (Geometridae, Sterrhinae). — *Nota lepidopterologica*. 24: 57–63.
- Siljander, M. 2009: Predictive fire occurrence modelling to improve burned area estimation at a regional scale: a case study in East Caprivi, Namibia. — *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*. 11 (6): 380–393.
- Speidel, W., & Mey, W. 1999: Catalogue of the Oriental Acentropinae (Lepidoptera, Crambidae). — *Tijdschrift voor Entomologie*. 142 (1-2): 125–142.
- Styger, E., Rakotondramasy, H. M., Pfeffer, M. J., Fernandes, E. C., & Bates, D. M. 2007: Influence of slash-and-burn farming practices on fallow succession and land degradation in the rainforest region of Madagascar. — *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 119 (3-4): 257-269.

- Tejada, A. W., Varca, L. M., Ocampo, P., Bajet, C. M., & Magallona, E. D. 1993: Fate and residues of pesticides in rice production. — *International journal of pest management*. 39 (3): 281–287.
- Tscharntke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., & Thies, C. 2005: Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity–ecosystem service management. — *Ecology letters*. 8 (8): 857–874.
- Turunen, O., Aksenov, D., Kaverin, D. & Glushkov, I, 2014: *Project Manondroala: Forest Mapping & Restoration in Madagascar*. — Suomen Luonnonsuojeluliitto. Julkaisematon. <https://manondroala.wordpress.com/about/>
- Tilman, D. 1999: Global environmental impacts of agricultural expansion: the need for sustainable and efficient practices. — *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 96 (11): 5995–6000.
- Wallace, J. M., & Hobbs, P. V. 2006: *Atmospheric science: an introductory survey*. — Elsevier. 504 s.
- Wang, B., Neue, H. U., & Samonte, H. P. 1997: Role of rice in mediating methane emission. — *Plant and Soil*. 189 (1): 107–115.
- Weissling, T. J., & Knight, A. L. 1994: Passive trap for monitoring codling moth (Lepidoptera: Tortricidae) flight activity. — *Journal of Economic Entomology*. 87 (1): 103–107.
- Wilby, A., & Thomas, M. B. 2002: Natural enemy diversity and pest control: patterns of pest emergence with agricultural intensification. — *Ecology Letters*. 5 (3): 353–360.
- Williams, C. B. 1936: IX- The influence of moonlight on the activity of certain nocturnal insects, particularly of the family Noctuidae, as indicated by a light trap. — *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B – Biological Sciences*. 226 (537): 357–389.
- Williams, C. B. 1939: An analysis of four years captures of insects in a light trap. Part I. General survey; sex proportion; phenology; and time of flight. — *Ecological Entomology*. 89 (6): 79–131.
- Williams, C. B., Singh, B. P., & Ziady, S. E. 1956: An investigation into the possible effects of moonlight on the activity of insects in the field. — *Physiological Entomology*. 31 (10-12): 135–144.
- Wolda, H. 1978: Fluctuations in abundance of tropical insects. — *The American Naturalist*. 112 (988): 1017–1045.
- Vromant, N., Rothuis, A. J., Cuc, N. T. T., & Ollevier, F. 1998: The effect of fish on the abundance of the rice caseworm *Nymphula depunctalis* (Guenée) (Lepidoptera: Pyralidae) in direct seeded, concurrent rice-fish fields. — *Biocontrol Science and Technology*. 8 (4): 539–546.

- Yela, J. L., & Holyoak, M. 1997: Effects of moonlight and meteorological factors on light and bait trap catches of noctuid moths (Lepidoptera: Noctuidae). — *Environmental Entomology*. 26 (6): 1283–1290.
- Yule, C. M. & Yong, H. S. 2004: *Freshwater Invertebrates of the Malaysian Region*. — Academy of Sciences Malaysia. 861 s.
- Zhang, W., Ricketts, T. H., Kremen, C., Carney, K., & Swinton, S. M. 2007: Ecosystem services and dis-services to agriculture. — *Ecological economics*. 64 (2): 253–260.
- Zhao, Z., Sandhu, H. S., Ouyang, F., & Ge, F. 2016: Landscape changes have greater effects than climate changes on six insect pests in China. — *Science China Life Sciences*. 59 (6): 627–633.
- Öckinger, E., & Smith, H. G. 2007: Semi-natural grasslands as population sources for pollinating insects in agricultural landscapes. — *Journal of applied ecology*. 44 (1): 50–59.

